Monographie der Gattung Knautia.

Von

Zoltán v. Szabó.

Mit 5 Fig. im Texte und mit einer Karte (Tafel III).

Arbeit aus dem botanischen Garten der Universität Breslau.

Die im Jahre 1737 von LINNÉ[1]) aufgestellte Gattung *Knautia* umfaßt in den »Species Plantarum«[2]) nur eine Art, während in der 2. Auflage[3]) noch eine zweite Spezies dazu kommt. LINNÉ kannte aber auch schon andere Arten, die in dem heutigen Sinne zu *Knautia* gerechnet werden müssen. Er stellte diese zu seiner Gattung *Scabiosa*. Es ist auffallend, daß LINNÉ nur auf die äußere Form des Involucrums seine Gattung *Knautia* begründete, während ihm das Fehlen oder das Vorhandensein der Tragblätter für die einzelnen Blüten, worauf jetzt der generische Unterschied zwischen *Knautia* und *Scabiosa* begründet wird, vollsändig entgangen war. Diese Tatsache wird umso bemerkenswerter, als LINNÉ zwei Arten, *Scabiosa integrifolia* und *amplexicaulis*, beschreibt, welche ganz dasselbe Involucellum und den gleichen Kelch besitzen wie *Knautia orientalis*.

Dieser Widerspruch in der Auffassung LINNÉs blieb den späteren Botanikern nicht lange verborgen. SCHRADER[4]) trennte die spreublattlosen *Scabiosa*-Arten LINNÉs als selbständige Gattung *Trichera* ab. COULTER[5]) erkannte die nahe Verwandtschaft der SCHRADERschen Gattung mit *Knautia* L. und vereinigte beide Genera zu einem unter dem älteren LINNÉschen Namen.

Die späteren Forscher haben eine verschiedene Stellung zu der Auffassung von SCHRADER und COULTER genommen. Im allgemeinen hat sich bis in die neueste Zeit die Ansicht von COULTER erhalten. Nur NYMAN[6])

---

1) LINNÉ, Genera Plantarum ed. 1 (1737).

2) LINNÉ, Species Plantarum ed. 1 (1753) p. 101.

3) LINNÉ, Species Plantarum ed. 2 (1762) I. p. 146.

4) SCHRADER, Cat. hort. sem. Götting. (1814).

5) COULTER, Mémoire sur les Dipsacées, in Mémoires de la Soc. Phys. et d'hist. naturelle de Genève II. 2 (1824) p. 73.

6) NYMAN, Conspect. Fl. europ. (1878/82) p. 347.

schließt sich Schrader an, und ebenso Lange[1]) und Simonkai[2]). Auch Dulac folgt dieser Ansicht, führt aber für *Trichera* den Namen *Anisodens*[3]) ein, während Schur[4]) bei seiner Vorliebe für eine Zersplitterung natürlicher Verwandtschaftskreise noch weiter geht und die Schradersche Gattung *Trichera* in zwei, *Tricheranthes* und *Trichera*, zerlegt. Dies geht aus folgender Tabelle hervor.

Gruppen	Linné	Schrader	Coulter	Schur	Dulac	Lange
orientalis	*Knautia*	*Knautia*	*Knautia*	*Knautia*	—	*Knautia*
integrifolia	*Scabiosa*	*Trichera*		*Tricheranthes*	—	
arvensis				*Trichera*	*Anisodens*	*Trichera*
silvatica						

Linné selbst kannte im Jahre 1762 sechs Arten von *Knautia* in unserem Sinne, nämlich *arvensis*, *silvatica*, *orientalis*, *propontica*, *integrifolia* und *amplexicaulis*. Die erste dieser Arten ist eine Kollektivspezies im heutigen Sinne, während *integrifolia* und *amplexicaulis* nur zwei Varietäten einer und derselben Spezies darstellen. Die Linnésche *Knautia silvatica* (*Scabiosa sylvatica* L.) ist ein unbestimmter Begriff, weil es unsicher bleibt, ob Linné darunter die von Clusius bereits beschriebene *pannonica* oder die echte *silvatica* meinte. *Knautia orientalis* und *propontica* sind Synonyme.

Schmidt[5]) hat zum erstenmal auf den Polymorphismus der *Knautia arvensis* aufmerksam gemacht und unterscheidet von dieser sechs Abarten, welche er unter dem Namen *Scabiosa polymorpha* zusammenfaßt.

Die von ihm als *Scabiosa bohemica* spezifisch abgetrennte Pflanze gehört gleichfalls in den Verwandtschaftskreis von *Knautia arvensis*. Ob seine *Scabiosa silvatica* bloß *Knautia drymeia* Heuff. oder gleichzeitig auch die echte *silvatica* umfaßt, bleibt zweifelhaft.

Die wichtigste ältere Arbeit über *Knautia* ist die Monographie von Coulter[6]). Er kennt neben zwei zweifelhaften Spezies fünf Arten: 1. *orientalis*, die mit seiner 2. *propontica* synonym ist, 3. *Urvillei*, welche entweder ein weibliches Individuum oder eine Standortsmodifikation der *Knautia integrifolia* darstellt und demnach keine selbständige Spezies bedeutet, und 4. *arvensis*, die von ihm in viel weiterem Sinne gefaßt wird, als von

1) Willkomm et Lange, Prodr. Fl. hisp. II (1870) p. 14.
2) Simonkai in Term. tud. Közlöny (1894) p. 605; Bot. Centralblatt LVII (1894) p. 99.
3) Dulac, Flore du département des Hautes Pyrénées (1867) p. 465.
4) Schur, Phytogr. Mitteil. in Verh. naturf. Ver. Brünn XXXIII (1894) p. 235.
5) Schmidt, Flora Boemica. Cent. III (1794) p. 75.
6) Coulter l. c.

Linné selbst; denn er zieht dazu außer *Knautia silvatica* noch die von Kitaibel[1]) inzwischen in Ungarn entdeckte *longifolia*. Die Linnésche *Scabiosa integrifolia* ist durchaus verkannt, indem er diese einjährige Pflanze als Varietät von *arvensis* auffaßt und die echte *integrifolia* mit dem Namen *S. hybrida* bezeichnet.

Die inzwischen von Sprengel[2]) entdeckte *Scabiosa ciliata* ist ihm unbekannt geblieben, wie überhaupt dieser Sprengelsche Begriff ein bis in die letzte Zeit unsicherer geblieben ist.

Für den Prodromus[3]) bearbeitete A. P. de Candolle selbst die *Dipsacaceen*, und schloß sich dabei an die Coultersche Auffassung an. Er unterschied in der Gattung drei Sektionen mit zusammen zehn Arten, die im heutigen Sinne folgendermaßen zu deuten sind.

De Candolle	Arten im heutigen Sinne
orientalis	*orientalis* L.
propontica	*orientalis* (♀ ?)
Urvillei	*integrifolia* (? ♀)
hybrida	*integrifolia* L.
arvensis	
α. *vulgaris*	*arvensis* L.
β. *collina*	*purpurea* ssp. *collina*
γ. *canescens*	*arvensis* var. *polymorpha* f. *tomentosa*
δ. *integrifolia*	pro parte: *integrifolia* L. p. p.: *arvensis* var. *polymorpha* f. *agrestis*
silvatica	*silvatica*
β. *longifolia*	*longifolia*
montana	*montana*
ciliata	—
diversifolia	*arvensis*
legionensis	*silvatica* var.?

Durch die weitere Entdeckung neuer, guter Arten durch Heuffel (*lancifolia, dumetorum, drymeia*), Boissier (*magnifica, subscaposa*), Janka (*cupularis*), Grisebach (*macedonica*), C. Koch (*integrifolia*) hat sich eine große Mannigfaltigkeit ergeben und die Polymorphie der Art bestätigt.

In bezug auf letztere haben sich die Autoren der zweiten Hälfte des vorigen Jahrhunderts verschieden verhalten. Die einen, wie Neilreich[4]),

1) Waldstein et Kitaibel, Descriptiones et Icones plant. rar. Hungariae I (1799) p. 4, t. 5.

2) Sprengel in Schrader, Journal für die Botanik (1801) p. 199.

3) A. P. de Candolle, Prodromus IV (1830) p. 650.

4) Neilreich, Fl. Nieder-Österreich. Wien (1859) p. 318.

Godron[1]), Schultz[2]), Döll[3]), Duby[4]), Rouy[5]) schufen Kollektivspezies von sehr verschiedenem Inhalte. In folgender Tabelle, in welcher nur *Knautia silvatica*, *longifolia* und *arvensis* Berücksichtigung finden, wird der Artbegriff der genannten Forscher sich ergeben.

	Duby	Godron	Döll	Schultz	Neilreich	Rouy	Im heutigen Sinne
Spezies	1828	1843	1843	1846	1859	1903	1905
arvensis	*arvensis*	*com-*	*vul-*				*arvensis*
silvatica	*sil-*	*munis*	*garis*	*varia-*	*ar-*	*ar-*	*silvatica*
longifolia	*vatica*	—	—	*bilis*	*vensis*	*vensis*	*longifolia*

Auf der anderen Seite haben Schur, Jordan und Borbás die wirklichen Arten in eine Anzahl kleinerer Spezies zergliedert oder innerhalb der Art eine so große Zahl von Varietäten unterschieden, daß die spezifischen Grenzen in hohem Maße verwischt werden. So unterschied z. B. Schur[6]) allein aus Siebenbürgen sieben Spezies und von *Knautia arvensis* nicht weniger als 13 Varietäten; und Borbás[7]) zählt in seiner Arbeit 31 Arten von *Knautia* auf.

In neuester Zeit haben sich zwei Forscher eingehend mit den Knautien beschäftigt, Borbás[7]) und Briquet[8]). Die Studien von Briquet müssen als eine vorzügliche Bearbeitung der Gattung, namentlich soweit die Schweiz in Betracht kommt, bezeichnet werden, während die Bearbeitung von Borbás kaum, weil sie der systematischen Verwandschaft offenbar nicht überall genügend Rechnung trägt, ungeteilte Zustimmung finden wird. Im folgenden muß auf den abweichenden Standpunkt, den meine Bearbeitung gegenüber Borbás einnimmt, noch öfter Bezug genommen werden.

Zusammenhängende Arbeiten über die Anatomie und Morphologie der Gattung *Knautia* sind zurzeit noch nicht geliefert worden. Es existieren vereinzelte Angaben, auf welche später noch zurückzukommen ist.

1) Godron, Flore de Lorraine. Nancy I (1843) p. 322.

2) Schultz, Fl. Pfalz 1846, p. 215. — Archiv p. 67.

3) Döll, Rheinische Flora. Frankfurt 1843, p. 379.

4) Duby in De Candolle, Botanicon Gallicum I (1828) p. 256.

5) Rouy, Fl. de France VIII. Paris (1903) p. 106.

6) Schur l. c. p. 235; Enum. plant. Transsilv. Wien (1866) p. 295.

7) Borbás, Revisio Knautiarum in »Delectus seminum Hort. Bot. Kolosvár« (1904).

8) Briquet, Annuaire du Conservatoire et du Jardin botanique de Genève VI (1902) p. 60.

I. Morphologische Verhältnisse.

1. Sproſsverkettung.

Zum ersten Male hat WETTSTEIN[1]) im Jahre 1892 auf die verschiedene Sproßverkettung von *Knautia drymeia* und *silvatica* hingewiesen und seine Beobachtungen sind später von KRAŠAN[2]) auf andere Arten erweitert worden. Die Mannigfaltigkeit der Art der Innovation wird durch die verschiedene Lebensdauer der Pflanze, sowie durch die Art der Überwinterung bei den perennen Spezies bedingt. Man kann vier verschiedene morphologische Typen hier unterscheiden, ohne daß freilich diese Gruppen immer systematische Einheiten darstellen. Wenn BORBÁS z. B. diese vier Gruppen zu dem Werte natürlicher Sektionen erhebt, so ergibt sich damit zum Teil ein in hohem Maß unnatürliches und künstliches System, weil die Lebensdauer und die damit im Zusammenhange stehenden morphologischen Verhältnisse systematisch keine konstanten Merkmale abgeben. Nur so konnte BORBÁS *Knautia integrifolia* mit der sonst durchaus verschiedenen *Knautia montana* in einen Verwandtschaftskreis bringen.

1. Der erste Typus umfaßt die hapaxanthen Arten. Diese sind entweder monozyklisch, wie *Knautia integrifolia, orientalis*, *Degeni*, *byzantina*, treiben eine vertikal in den Boden eindringende Wurzel und einen beblätterten Stengel, der am Grunde keine Blattrosette besitzt. Andere hapaxanthe Arten, wie z. B. *Knautia Timeroyi* und *montana* bedürfen zu ihrer Entwicklung zweier Vegetationsperioden; im ersten Jahr entwickeln sie eine grundständige Blattrosette, aus welcher erst im zweiten Jahre der blütentragende Stengel sich erhebt. In beiden Fällen ist die Pflanze zweiachsig. BORBÁS[3]) bezeichnet diese Gruppe als *Agemmae*, und obwohl sie morphologisch scharf umgrenzt erscheint, gehören zu ihr doch heterogene Arten.

Sobald die Knautien perennieren, müssen Erneuerungssprosse erzeugt werden. Das geschieht in verschiedener Weise:

2. Bei *Knautia drymeia, intermedia* und *sarajevensis* wächst das Rhizom unbegrenzt weiter und trägt an seiner Spitze dauernd eine grundständige Blattrosette. Aus der Achsel der Blätter entspringen die beblätterten, blütentragenden Sprosse. Diese Arten sind demnach dreiachsige Pflanzen. Ihr Rhizom ist kurz, 2—6 cm lang, mit vielen langen Adventivwurzeln besetzt. In demselben Maße, wie die ältesten Blätter der terminalen Blattrosette absterben, werden vom Vegetationspunkte neue hinzu-

1) WETTSTEIN, Beitrag zur Flora Albaniens. Kassel (1892) p. 62.

2) KRAŠAN, Untersuchungen über die Variabilität in Mitt. naturw. Ver. Steiermark (1898) p. 64; — Ergebnisse meiner neuesten Unters. in Englers Bot. Jahrb. XXVII (1901) p. 180.

3) BORBÁS l. c. p. 80.

gebildet. Diese Sproßverkettung deckt sich mit anderen morphologischen Charakteren und gibt demnach ein gutes systematisches Sektionsmerkmal ab. Die Gruppe wird von Krašan[1]) als *Purpurascentes*, von Borbás[2]) als *Centrifrondes* bezeichnet.

3. Ein dritter Typus umfaßt auch eine natürliche Gruppe, welche Krašan[3]) *Coerulescentes*, Borbás[4]) *Sympodiorrhizae* oder *Acrocaules* genannt hat. Hier ist das kriechende Rhizom sympodial gebaut, wächst aber nicht unbegrenzt weiter, sondern endet in einem blütentragenden Stengel, an welchem die unteren Blätter bisweilen rosettenartig genähert erscheinen durch Stauchung der Internodien. Der Fortsetzungssproß entspringt in der Achsel der grundständigen Blätter und überwintert als Knospe. Die Spezies sind demnach zweiachsig.

4. Wesentlich verschieden hiervon ist der Typus der *Arvenses* Krašan[5]) oder *Multigemmae* Borbás[6]). Aus der kräftigen Pfahlwurzel entspringen Adventivsprosse, die zunächst eine grundständige Blattrosette bilden und zu überwintern vermögen. Entweder schon im ersten Jahre oder erst nach der Überwinterung werden blütentragende Stengel gebildet als direkte Fortsetzung der Grundrosette. Die verblühten Stengel sterben mit den Grundrosetten ab, die Erneuerungssprosse besitzen demnach adventive Natur.

2. Polymorphie der Vegetationsorgane.

Je nach den Standortsverhältnissen erscheint der äußere Habitus der Knautien recht verschieden. In jeder großen Spezies finden sich kleine, skapose Individuen mit schaftartigem Stengel, die als Form oder Varietät unterschieden werden können.

Innerhalb sehr weiter Grenzen variieren Textur und Form des Blattes, nicht nur bei einer und derselben Art, so daß ganzblättrige und zerschlitztblättrige Varietäten unterschieden werden können, sondern sehr häufig macht sich auf einem und demselben Individuum Heterophyllie geltend, insofern als die unteren Blätter ungegliedert sind, während die Stengelblätter fiederschnittig erscheinen.

3. Blütenverhältnisse.

Eichler[7]) hat auf Grund eigener Forschungen und der Resultate älterer Morphologen die Blütenverhältnisse von *Knautia* eingehend erörtert, so daß

1) Krašan l. c. p. 95 und l. c. p. 199.
2) Borbás l. c. p. 7.
3) Krašan l. c. p. 98 und l. c. p. 202.
4) Borbás l. c. p. 19.
5) Krašan l. c. p. 203 und 101.
6) Borbás l. c. p. 48.
7) Blütendiagr. I (1875) p. 278.

auf seine Angaben hier verwiesen werden kann, umsomehr als auch Höck[1]) keine neuen Gesichtspunkte beizubringen vermochte. Die Blüten stehen in Köpfchen, welche ein deutliches Involucrum steriler Hochblätter besitzen, hingegen fehlen die Tragblätter für die einzelnen Blüten; sie werden durch Haare ersetzt. Ein- oder zweireihig ist das Involucrum bei der Untergattung *Lychnoidea*, von zylinderförmiger Gestalt, so daß die Infloreszenz an die Blüte von *Agrostemma Githago* erinnert. Locker angeordnet sind die mehrreihigen Involukralblätter der Untergattungen *Trichera* und *Tricheranthes*.

Jede Blüte besitzt ein Involucellum, das mit Eichler[2]) und Čelakovsky[3]) als aus vier Hochblättern verwachsen aufgefaßt werden muß. Es ist vierkantig, kurz und stumpf vierzähnig bei der Untergattung *Trichera*, trägt dagegen zwei oder mehrere scharfe Borsten bei *Lychnoidea* und *Tricheranthes*.

Die Blüte entspricht der Formel $K_5C_5A_4G_2$, wird aber durch Verwachsung der seitlichen vorderen beiden Petalen pseudotetramer. Hingegen muß das Andröceum durch Unterdrückung des median hinteren Staubblattes als reduziert aufgefaßt werden. Der Anlage nach sind zwei Fruchtblätter vorhanden, die stets einen einfächerigen, unterständigen Fruchtknoten bilden, der immer nur eine einzige, hängende, anatrope Samenanlage einschließt.

4. Blütenbiologie.

Das Fehlen der Tragblätter in den Blütenköpfen von *Knautia* wird verständlich, wenn man nach dem Ersatze dieser Schutzorgane fragt. Ein solcher wird erreicht durch das Involucrum, die Trichome, welche an der Stelle der Spreublätter auftreten, und endlich durch das behaarte Involucellum, welches den Fruchtknoten eng umschließt oder mit ihm sogar verwachsen ist.

Die Bestäubung der Knautien erfolgt durch Insekten. Außer den roten, violetten oder weißen Blütenfarben fungiert als Schauapparat die Anordnung der Blüten zu einem kopfförmigen Blütenstande. Es gehören somit die Knautien in die Gruppe der *Diamesogamae* im Sinne der Knuthschen Einteilung der Blumen[4]). Wie bei vielen dichten Blütenständen, in denen die Blüten mehr oder weniger in einer Ebene liegen, so treten auch hier zur Erhöhung der Augenfälligkeit der »Blume« am Rande der Infloreszenz sogenannte strahlende Blüten auf. Diese letzteren sind unregelmäßig mit besonderer Förderung der äußeren Hälfte. Dadurch werden die Blüten zweilippig und erhalten eine kleine Oberlippe und eine viel größere, nach außen orientierte Unterlippe. Die Oberlippe wird von einem kleinen dreieckigen Zipfel gebildet, die vier anderen Zipfel bilden die Unterlippe. Diese ist

---

1) in Nat. Pflanzenfam. IV. 4 (1897) p. 184.
2) Eichler l. c. p. 281.
3) Čelakovsky in Englers Bot. Jahrb. XVII (1893) p. 399.
4) Knuth, Handbuch der Blütenbiologie I (1898) p. 79.

stets dreilappig, wobei der mittlere Abschnitt aus einer Verschmelzung von zwei im Diagramm seitlich vorn liegenden Blättern hervorgegangen ist; dieser mittlere Lappen erscheint immer als der größte und übertrifft bei *Knautia orientalis* die seitlichen Abschnitte der Unterlippe ganz bedeutend.

Spezies		Durchmesser des Kopfes in cm	Endlappen der Randblüten in mm	Durchschnitt der Blütenzahl
Kn. arvensis	☿	2,5—3	6—8	85—95
	♀	1,5—2	5—6	55—60
Kn. macedonica	☿	1,5—2	3—5	30—35
Kn. dumetorum	☿	1,5—2	3—5	30—35
Kn. longifolia	☿	5—6	13—16	95—105
	♀	2,5—3	5—6	60—65
Kn. rigidiuscula	☿	2,5—3	5—6	35—40
Kn. magnifica	☿	4—5,5	10	95—100
	♀	2,5—3	8—10	60—65
Kn. silvatica	☿	3—4	8—10	30—35
	♀	2—2,5	5—6	20—22
Kn. orientalis	☿	3	13—15	10—12
Kn. integrifolia	☿	2,5—3	5—6	35—40
	♀	1,5—2	2—3	25—28

Die vorstehende Tabelle zeigt, daß die Größe der Blütenköpfe bei den einzelnen Spezies schwankt, und es läßt sich unschwer erkennen, daß die Hochgebirgstypen, wie *Knautia magnifica* und *longifolia*, den größten Durchmesser der Infloreszenz aufzuweisen haben. Viel kleinere Köpfe tragen die Arten der niederen Gebirgslagen und des Hügellandes (*Knautia arvensis, rigidiuscula, silvatica* usw.) und die kleinsten Köpfe finden sich bei den Steppenpflanzen (*Kn. integrifolia, dumetorum* usw.).

Auch die Zahl der Blüten im Köpfchen ist eine sehr verschiedene. Auffallend erscheint es aber, daß sein Durchmesser bei *Knautia arvensis* und *orientalis* annähernd derselbe ist, und doch enthalten die Köpfchen von *Knautia arvensis* 8—9 mal so viele Blüten als die von *Knautia orientalis*. Das erklärt sich aus der relativen Größe der einzelnen Blüten, die bei *Knautia orientalis* etwa doppelt so groß sind als bei *Knautia arvensis*. Biologisch wird demnach die geringe Zahl der Blüten von *Knautia orientalis* durch ihre bedeutende Größe ausgeglichen.

Die Geschlechtsverhältnisse waren bisher nur für *Knautia arvensis* genauer studiert worden, und die hierauf bezügliche Literatur ist von

P. Knuth[1]) in großer Vollständigkeit zusammengestellt worden. Für *Knautia silvatica* liegt eine Angabe von Kirchner[2]) vor, wonach *Kn. silvatica* in den Blütenverhältnissen mit der erstgenannten Art vollständig übereinstimmt. Borbás[3]) hat neuerdings endlich auch für *Kn. longifolia* ähnliche Verhältnisse angedeutet. Demnach sind die drei genannten Arten gynodiözisch, wobei freilich die weiblichen Stöcke, wie schon Kirchner erkannt hat, viel seltener sind als die Zwitterblüten tragenden Individuen. Nach meinen eigenen Untersuchungen kann ich diese Angaben vollständig bestätigen und sie ferner dahin erweitern, daß auch *Knautia integrifolia, rigidiuscula, magnifica, dumetorum, drymeia, macedonica* und *purpurea* gleichfalls gynodiözisch sind. Vermutlich werden auch die übrigen Arten sich ähnlich verhalten.

Der Unterschied zwischen den weiblichen und zwittrigen Köpfchen ist ein sehr bedeutender; aber man darf diese Geschlechtsdifferenzen nicht dazu verwenden, um besondere systematische Einheiten darauf zu begründen, wie Borbás das getan hat, wenn er z. B. *Knautia arvensis* v. *jasionea*[4]) beschreibt. Es handelt sich hier lediglich um eine örtliche Geschlechterverteilung und nicht um systematisch verschiedene Sippen. Die weiblichen Köpfe sind, wie die obige Tabelle zeigt, und wie auch neuerdings Günthart[5]) für *Knautia arvensis* und *silvatica* nachgewiesen hat, im allgemeinen kleiner und wenigblütiger. Vor allem aber sind die weiblichen Blüten nicht strahlend, und die Narben ragen demgemäß auf langen Griffeln weit aus der Blüte hervor. Die Staubblätter sind in rudimentärer Form entwickelt.

Die zwitterblütigen Köpfchen sind strahlend und die einzelne Blüte ist in auffälliger Weise protandrisch.

Die von P. Knuth wiedergegebenen Beobachtungen von H. Müller[6]) kamen zu dem Resultate, daß jedes Köpfchen — nicht nur jede einzelne Blüte — zuerst in ein männliches Stadium tritt und nach dem Durchlaufen desselben weiblich wird. Diese Ergebnisse sind durch die Studien von Günthart[7]) in neuester Zeit erschüttert worden. Zunächst läßt sich die Regel H. Müllers nicht durchaus bestätigen. Er fand ferner bei etwa 30% der untersuchten Pflanzen, daß das Aufblühen des Köpfchens nicht genau zentripetal erfolgt, sondern vom Rande und von der Mitte aus gleichzeitig fortschreitet. Auch ist eine scharfe Zeitgrenze zwischen männlichem und weiblichem Stadium keineswegs immer vorhanden.

Wenn man die große, von P. Knuth[8]) wiedergegebene Zahl der Blu-

1) P. Knuth l. c. II. 1 (1898) p. 558.
2) Kirchner, Flora von Stuttgart (1888) p. 680.
3) Borbás l. c. p. 40.
4) Borbás l. c. p. 71.
5) Günthart, Blütenbiol. Untersuchungen in Flora 93 (1904) p. 198.
6) Knuth l. c. II. 1, p. 558.
7) Günthart l. c. p. 210.
8) P. Knuth l. c. II. 1, p. 559.

menbesucher bei *Knautia* überblickt, so ist die Gewähr für eine Fremdbestäubung auf entomophilem Wege gegeben. Es taucht dabei nur noch die Frage auf, wodurch wohl biologisch die weitgehende Reduktion des Schauapparates in den weiblichen Köpfchen begründet erscheint.

Man könnte daran denken, daß durch die weit vorragenden Narben in den weiblichen Köpfchen ein Übertragen des Pollens durch Pflanzen besuchende Insekten leichter ermöglicht wird, als wenn die Narben zwischen den vergrößerten Unterlippen ständen; aber wahrscheinlicher dürfte besonders bei dem regen Insektenbesuche, dessen sich die Knautien zu erfreuen haben, die Annahme sein, daß die Gattung in einem sehr energischen Vorschreiten zu diözischer Geschlechtsverteilung begriffen ist. Es würden dann die Zwitterblüten die biologisch männlichen Blüten darstellen. Interessant ist die Tatsache, daß bei einer Anzahl von Hieracien ähnliche Verhältnisse vorkommen. Vorzugsweise in der Gruppe von *Hieracium alpinum* finden sich Sippen mit sogenannten stylösen Blüten, die von Benner[1]) als Übergangsform zu weiblichen Blüten aufgefaßt werden. Auch bei diesen Blüten findet eine Umwandlung der Zungenblüten zu der regelmäßigen Gestalt der Röhrenblüten statt, dagegen ist die Reduktion des Andrözeums keine so ausgesprochene, wie bei den weiblichen Knautien, welche in ihren Antheren keinen befruchtungsfähigen Pollen mehr entwickeln.

5. Bastarde.

Aus dem vorangehenden Kapitel geht die Tatsache hervor, daß die *Knautia*-Arten in hohem Maße an Fremdbestäubung angepaßt sind. Auch wurde hervorgehoben, daß sich die Blütenköpfchen eines regen Insektenbesuches zu erfreuen haben. Solche Verhältnisse legen den Gedanken nahe, daß Bastarde innerhalb der Gattung auftreten könnten.

Diese Vermutung trifft indes nur in sehr beschränktem Maße zu, weil die einzelnen Arten getrennte Areale bewohnen, und, falls ihre geographische Verbreitung sich deckt, verschiedenen Formationen angehören. Dennoch sind von mehreren Forschern Bastarde beschrieben oder wenigstens genannt worden.

Kreuzungen von Knautien mit Arten der Gattung *Scabiosa* oder *Succisa*, wie solche von Brügger[2]) aufgezählt worden sind, existieren wohl nur in der Literatur, aber sicher nicht in der Natur. Auch *Knautia Degeni*, in welcher Borbás[3]) eine Mischung von *Knautia orientalis* mit *Knautia integrifolia* zu erblicken geneigt ist, halte ich für keine hybride Pflanze, sondern für eine eigene Art.

1) Benner, Die Hieracien des Riesengebirges aus der Gruppe der *Alpina* und *Alpestria*. Diss. Breslau 1905. Noch ungedruckt.

2) Brügger, Mitt. über neue Pflanzenbastarde. Jahresb. Naturf. Gesellsch. Graubünden XXIII—XXIV. p. 114 und XXV. p. 61.

3) Borbás, Rev. Knaut. (1904) p. 89.

Dagegen sind Bastarde von *Knautia arvensis* mit *silvatica* wiederholt beobachtet worden; sie werden auch von Briquet[1]) anerkannt, der neuerdings auch eine *Knautia arvensis* × *subcanescens* beschreibt.

Auf der Pasterze in Kärnten hat bereits Hoppe eine Pflanze beobachtet, die meiner Meinung nach mit Recht von Borbás[2]) als *Knautia longifolia* × *silvatica* gedeutet wird. Dieselbe Kreuzung erscheint auch in den Ostkarpathen; denn als solche möchte ich *Knautia craciunelensis* Porcius[3]) deuten. Im Jura endlich finden sich Pflanzen, welche aus einer Kreuzung von *Knautia arvensis* mit *Knautia Godeti* hervorgegangen sind.

Dies sind die bisher bekannten Bastarde der Gattung; denn *Knautia decalvata* Borbás[4]) ist nichts anderes als eine verkahlte Form der *Knautia magnifica* und nicht eine Kreuzung der genannten Art mit *Knautia longifolia*; *Knautia hungarica* Borb.[5]) aber ist eine Pflanze, welche von dem genannten Forscher unter nicht weniger als 16 verschiedenen Namen genannt wird. An eine hybride Verbindung der *Knautia arvensis* var. *Kitaibelii* mit *Knautia longifolia* kann hierbei gar nicht gedacht werden, da in den Karpathen des Komit. Turócz *Knautia longifolia* absolut fehlt.

Ist schon die geringe Zahl von Bastarden in der Gattung *Knautia* eine auffallende Tatsache, so steht sie auch mit der von zuverlässigen Beobachtern gemachten Angabe im Einklange, daß die Bastarde, wo sie auftreten, äußerst selten sind und unter den Stammeltern immer nur in sehr geringer Individuenzahl erscheinen.

6. Teratologische Verhältnisse.

Die sehr zerstreute Literatur ist in dankenswerter Weise zusammengestellt worden von Penzig[6]). Die Angaben beziehen sich freilich mit sehr wenigen Ausnahmen nur auf *Knautia arvensis*. Danach scheint es, als ob gerade diese Art zur Ausbildung abnormer Gestalten neigt, und in der Tat betreffen die von mir selbst beobachteten teratologischen Fälle auch nur die genannten Spezies in ihren verschiedenen Varietäten.

Die bisher bekannt gewordenen teratologischen Erscheinungen sind folgende:

1. Die Blattstellung ist abnorm, indem dreigliedrige Quirle in der Laubblattregion und im Involucrum auftreten: *Knautia arvensis* nach Penzig, l. c.

---

1) Briquet l. c. p. 131.
2) Borbás l. c. p. 42.
3) Porcius in Magyar Növénytani Lapok IX (1885) p. 128.
4) Borbás l. c. p. 42.
5) Borbás l. c. p. 64.
6) Penzig, Pflanzenteratologie II (1894) p. 45.

2. Zwangsdrehungen, teils lokal, teils vollkommen, sind beobachtet von A. Braun[1]) bei *Knautia arvensis.*

3. Fasziation des Stengels kommt gleichfalls bei der genannten Art nicht selten vor und wurde auch von mir wiederholt beobachtet. Zuerst wurde dieser Fall beschrieben von Cramer[2]).

4. Eine höchst merkwürdige, nicht seltene, auch von mir gefundene Monstrosität betrifft die Infloreszenz. Hier rücken die Blüten des Köpfchens durch Streckung der sonst gestaucht bleibenden Internodien auseinander und stehen einzeln oder zu wenigen zusammen in der Achsel der Laubblätter, wodurch selbstverständlich der Habitus der Pflanze vollständig verändert wird. Zum erstenmal ist dieser Fall beschrieben worden von Mönch[3]) im Jahre 1777; er glaubte in seiner Pflanze eine neue Art zu erblicken, die er *Scabiosa dubia* nannte[4]).

5. Sehr häufig tritt eine Verlaubung der Involukralblätter auf, nicht nur bei *Knautia arvensis,* sondern auch bei *Knautia silvatica* und *montana.* Dergleichen Bildungen sind wiederholt beschrieben worden und folgende Namen beziehen sich auf sie: *Knautia arvensis* var. *macrocalycina* Opiz in Bercht. ökon. Fl. II (1838) p. 206; *Knautia arvensis* var. *bracteosa* Georges in Irmischia (1882) p. 30; *Kn. arvensis* var. *involucrosa* Reichenb. Icon. XII (1849—50) 1356 δ; *Kn. arvensis* var. *Willdenowii* Lindem. Prodr. Fl. Chers. (1872) p. 97; *Kn. silvatica* var. *involucrata* Beck, Fl. N.-Österr. (1893) p. 1147.

6. Proliferierende Köpfchen nennt Penzig[5]) den auch von mir bei *Knautia arvensis* wiederholt beobachteten Fall, in welchem aus der Achsel der Involukralblätter sekundäre gestielte Köpfchen entspringen, die gewöhnlich weniger Blüten besitzen, als das terminal stehende. Es ist morphologisch richtiger, für diesen Fall den Begriff Ekblastesis zu reservieren[6]). Statt reproduktiver Sprosse beobachtete Masters[7]) in der Achsel der Brakteen auch Laubsprosse.

7. Auffallenderweise ist bisher eine Durchwachsung des Köpfchens im engeren Sinne, sogenannte Diaphysis, unbekannt geblieben. Ich selbst konnte bei *Knautia arvensis* beobachten, daß die Achse nach Ausgliederung des Köpfchens weiter wuchs und mehrere Zentimeter über dem primären Köpfchen in einer sekundären Infloreszenz endete.

---

1) Vergl. Hugo de Vries, Monogr. der Zwangsdrehungen (1891) p. 155.

2) Cramer, Bildungsabweichungen I (1864) p. 50.

3) Moench, Enum. pl. indig. Hassiae (1777) p. 61, tab. 3.

4) Auch der von Penzig (l. c. p. 46) beschriebene Fall von *Knautia magnifica* schließt sich wohl hier an.

5) Penzig l. c. p. 46.

6) Engelmann, De Antholysi prodromus (1832) p. 48. — Pax, Morphologie (1890) p. 168.

7) Masters, Vegetable teratology (1869) p. 114.

8. Wenn hier von der früher schon beschriebenen Umwandlung der Blütenform abgesehen wird, welche die weiblichen Stöcke zeigen, so bleiben als teratologische Fälle noch folgende übrig:

a) Vergrünung der Blüten bei *Knautia longifolia*, beobachtet von Goiran[1]).

b) Petaloide Ausbildung von Staub- und eventuell auch Fruchtblättern bei *Knautia arvensis*. Solche gefüllte Blüten sind wiederholt gefunden worden[2]). Dabei ergab sich die zuerst von Magnus und Ludwig[3]) beschriebene Tatsache, daß namentlich in den weiblichen Blüten eine petaloide Umbildung der Staubblätter auftritt, während es in den männlichen Blüten seltener der Fall ist, eine Erscheinung, die auch für andere gynodiözische Pflanzen zutrifft.

Welche äußeren Einflüsse die teratologischen Metamorphosen bedingen, ist zum größten Teil unbekannt, doch darf wenigstens für eine Gruppe von Fällen eine äußere Verletzung der Pflanze in ursächlichen Zusammenhang mit der Umbildung gebracht werden.

Diese Annahme wird bestätigt durch die leicht zu wiederholende Beobachtung, daß Verlaubung der Involukralblätter und Auflösung des Blütenstandes namentlich an verletzten Exemplaren im Spätsommer und Herbst auftritt. Auch hat Wittrock[4]) gezeigt, daß die Bildung reparativer Wurzelsprosse bei *Knautia arvensis* durch Verletzung beliebig hervorgerufen werden kann. De Bary[5]) hat endlich betont, daß die Füllung der Blüte von *Knautia arvensis* unter dem Einfluß von *Peronospora violacea* zustande kommt.

II. Anatomie.

Grignon[6]) hat in seiner umfangreichen Arbeit neben den Kompositen, Valerianaceen und Caprifoliaceen auch die anatomischen Verhältnisse der Dipsacaceen näher studiert, aus der Gattung *Knautia* aber nur *Knautia arvensis* in den Kreis seiner Beobachtungen gezogen. Ebenso hat Vuillemin[7]) in seinen die Stengel der Kompositen gründlich behandelnden Studien öfter auch die Dipsacaceen zum Vergleich herangezogen. Außer diesen

1) Goiran, Spec. Morphogr. veget. (1875) p. 50.

2) Penzig l. c. p. 46.

3) Sitzber. d. Gesellsch. naturf. Freunde (1881) Nr. 10.

4) Wittrock, Bot. Centralbl. XVII (1884) p. 229.

5) De Bary, Morph. und Biol. der Pilze (1884) p. 395.

6) Grignon, Etude comparée des caractères anatomiques des Lonicériacées et des Astéroïdées. Ecole supérieure de pharmacie de Paris. Ann. 1883—84. Nr. 5. Paris (1884).

7) Vuillemin, De la valeur des caractères anatomiques au point de vue de la classification des végétaux. Tige des Composées. Faculté de médicine de Nancy. 1. Série. No. 190. Paris 1884.

beiden Forschern haben noch, wie später gezeigt werden wird, Pieper, Rudolphi, Reinke, van Tieghem, Hanstein, Petit, Douliot, Höck, Herbst, Russel und Grevillius vereinzelte Angaben über den anatomischen Bau der Knautien geliefert. Alle diese Angaben beziehen sich ausnahmslos auf *Knautia arvensis*, so daß in der vorliegenden Arbeit diese Angaben nachzuprüfen und die gewonnenen Ergebnisse auch für andere Spezies zu verallgemeinern sind.

1. Achsenstruktur.

Den anatomischen Bau des Stengels hat Grignon[1]) für *Kn. arvensis* richtig beschrieben. Meine Untersuchungen lehrten, daß das von ihm für die genannte Art gegebene Bild auch für *Knautia longifolia*, *magnifica*, *silvatica* und *orientalis* zutrifft.

Unter der außen stark verdickten Epidermis liegt ein geschlossener mechanischer Ring von Kollenchymzellen. Darauf folgt das Chlorophyll führende Rindenparenchym, dessen isodiametrische Zellen nach innen zu an Größe zunehmen. Während die äußeren Lagen des Rindenparenchyms zahlreiche kleine Interzellularräume aufweisen, werden die inneren Schichten dickwandiger, chlorophyllärmer und schließen dichter aneinander. Die innerste Schicht grenzt unmittelbar an die deutlich ausgebildete Endodermis, deren radiale Wände verkorkt sind, was weder von Grignon, noch von Vuillemin bisher beobachtet wurde. In der sekundären Rinde fehlen Bastfasern vollständig. Sekretschläuche, welche Grignon[2]) bei *Dipsacus*-Arten gefunden hat, ließen sich für keine *Knautia*-Art nachweisen.

Auffallend schmal erscheint auf dem Querschnitte die Rinde, wie folgende Tabelle lehrt.

Die Dicke der einzelnen Schichten in μ in einem Stengel von *Kn. longifolia* von 5 mm Durchmesser beträgt:

Epidermis	15 μ,
Kollenchym	32 μ,
Primäre Rinde	120 μ,
Endodermis	12 μ,
Phloem	70 μ,
Xylem	140 μ,
Mark	260 μ.

Das Xylem ist arm an größeren und weitlumigen Gefäßen. Die Tracheen besitzen meist spiralige Verdickungen, doch kommen auch Treppentracheen vor. Hoftüpfel waren bisher nur von *Succisa* von Solereder[3]) beobachtet worden; es ist mir gelungen, solche auch für *Knautia orientalis* zu kon-

1) Grignon l. c. p. 39.

2) Grignon l. c. p. 40.

3) Solereder, Systematische Anatomie (1899) p. 514.

statieren. Gerade diese letzte Art weicht auch durch die leiterförmige Gefäßperforation von dem typischen Verhalten der Gattung ab, demzufolge die Gefäße einfache Perforation zeigen.

Kristallführende Zellen, welche GRIGNON für *Dipsacus silvestris* angibt, fehlen bei *Knautia*.

Der Verlauf der Blattspuren (*Knautia arvensis*) ist durch VUILLEMIN[1]) genauer studiert worden und entspricht dem von *Eupatorium cannabinum*: »Elle est moins régulière; il n'y a plus une parfaite concordance entre les faisceaux médians et les latéraux. Les médians ont des racines s'insérant au noeud même, tandisque les racines des latéraux traversent un entre-noeud. De cette façon, les espaces où se développent les faisceaux médians se décomposent en deux portions alternant d'un entre-nœud à l'autre: une très étroite où les racines des medians sont concrescentes avec les faisceaux caulinaires, et au milieu de laquelle il n'y a pas de faisceau; une très large où les traces geminaires ramifiées entourent le faisceau médian. Cette disposition entraîne l'inégalité des deux racines d'un latéral; celle qui avoisine une saillie est moins développée que celle qui correspond à un retrait du sympode. (fig. 32)«.

HANSTEIN[2]), der die gürtelförmigen Strangverbindungen in den Knoten verschiedener Pflanzen studiert hat, kam zu dem Resultate, daß die Dipsacaceen drei- bis mehrsträngige Blätter besitzen, während GRIGNON[3]) behauptet, daß *Knautia arvensis* dreisträngige Blattstiele besäße. Dem gegenüber muß betont werden, daß die Angabe von HANSTEIN durchaus richtig ist; denn ich fand bei *Knautia arvensis*, ebenso wie bei *Knautia drymeia*, öfter fünfsträngige Blattstiele, und bei *Knautia longifolia* stieg die Zahl bis auf acht. *Knautia orientalis* und *integrifolia* besitzen drei, seltener vier Stränge im Blattstiele.

Die den Blattstiel durchziehenden Stränge werden durch großlumiges Parenchym isoliert.

2. Struktur der Blattspreite.

a) Epidermis. Die Cuticula bildet ein dünnes Häutchen, das, von der Fläche gesehen, immer gestreift ist. Die Streifung ist sehr verschieden stark. Schwach erscheint sie bei *Knautia arvensis* und verwandten Arten und tritt erst in der Nähe der Haare und Spaltöffnungen deutlicher hervor; die Streifen verlaufen nach allen Richtungen, nicht beeinflußt von den Epidermiszellwänden. Die stärkste Streifung zeigt *Knautia longifolia*. Bei dieser Art erreicht die Cuticula auch eine stärkere Dicke und springt in den Radialwänden der Epidermiszellen zapfenartig ein.

---

1) VUILLEMIN l. c. p. 138.

2) HANSTEIN in Abhandl. der Akademie Wiss. Berlin (1857) p. 85.

3) GRIGNON l. c. p. 49.

In der Gruppe von *Knautia arvensis* zeigen die Epidermiszellen der Blattober- und -unterseite die gleiche Höhe. Die schattige Standorte bevorzugende *Knautia silvatica* dagegen weist einen erheblichen Größenunterschied zwischen Oberseite und Unterseite auf, indem auf der Oberseite die 26—30 μ hohen Epidermiszellen doppelt so groß sind als die der Unterseite (12—14 μ).

Die Form der Epidermiszellen wird durch ihre topographische Lage beeinflußt. Um die Spaltöffnungen herum gruppieren sich die Zellen kreisförmig und infolgedessen erscheinen die Wände halbkreisförmig gebogen, während von der Basis der Trichombildungen die Zellen strahlend auslaufen. Neben den Blattnerven sind die Epidermiszellen langgestreckt, ihre Wände stärker verdickt und stets, von der Fläche gesehen, geradlinig.

An den übrigen Teilen des Blattes zeigen Flächenschnitte je nach der Art ein verschiedenes Bild. Ein polygonales Netz begegnet uns bei *Knautia longifolia*, zickzackartig ist der Verlauf der Wände bei *Knautia magnifica*, endlich wellig bei allen übrigen Arten. Im übrigen verhält sich Ober- und Unterseite oft verschieden; so zeigen die Wände der *Knautia magnifica* auf der Oberseite einen geradlinigen Verlauf, auf der Unterseite Zickzacklinien. Die Streifung der Cuticula macht sich auf dem Querschnitte des Blattes durch eine leichte Zähnelung der Außenkontur bemerkbar. Bei *Knautia magnifica* zeigte die Untersuchung eines kultivierten Exemplares eine partielle Verdickung der Wandstellen, die in den Ecken der Zickzackinien liegen.

b) Mesophyll. Die Blätter sind durchaus bifacial gebaut und gehören dem X-Typus im Sinne von Haberlandt[1]) an. Das Palisadengewebe besteht aus einer einfachen Schicht, deren Zellen durchschnittlich dreimal so lang als breit sind, doch bewegen sich die Achsenverhältnisse in folgenden Extremen:

Knautia arvensis 1 : 3,
Knautia longifolia 1 : 4,
Knautia magnifica 1 : 5,7.

Deutliche Sammel- und Trichterzellen ließen sich nicht beobachten, vielmehr nimmt jede Schwammparenchymzelle 2—3 Palisaden auf. Das Schwammparenchym, dessen Mächtigkeit eine bedeutend stärkere ist als die Höhe der Palisaden, ist im Sinne der Blattfläche gestreckt.

Drusen von Calciumoxalat treten sowohl im Palisadenparenchym, als auch im Schwammparenchym auf. Der Durchmesser dieser Sekretzellen beträgt etwa 50 μ.

c) Struktur der Blattnerven. Der Hauptnerv springt über die Blattfläche sehr stark hervor. In seiner Nähe verkürzen sich rasch die

1) Haberlandt, Vergl. Anatomie des assimilatorischen Gewebesystemes der Pflanzen in Pringsheims Jahrb. XIII (1882) p. 134.

Palisadenzellen, so daß das Bündel in einem chlorophyllarmen Gewebe eingebettet erscheint. Der Querschnitt durch das Bündel zeigt eine fächerartige Anordnung der Gefäße, wobei die konkave Seite der Oberfläche zu liegt. Unter der stark verdickten Epidermis liegt ein chlorophyllfreies Kollenchym, das besonders stark entwickelt ist bei *Knautia rigidiuscula* und *longifolia*. Daher zeigen diese beiden Arten breite, weiße und glatte Mittelnerven ihrer Blätter.

Die Seitennerven, welche je nach der Stärke der Ausbildung in ihrem anatomischen Bau einfacher werden, sind entweder durchgehend oder eingebettet.

3. Spaltöffnungen.

Die Spaltöffnungen gehören ihrem Bau und ihrer Entwicklung zufolge dem Cruciferen-Typus[1]) an. Von den drei Nebenzellen sind demnach zwei größer und eine kleiner. Doch ist diese gesetzmäßige Anordnung namentlich an älteren Blättern bisweilen nur undeutlich zu beobachten. Eine besondere Stellung nimmt bezüglich der Spaltöffnungen *Knautia longifolia* ein. Sie gehört zwar auch dem Cruciferen-Typus an, doch wird der Spaltöffnungsapparat mit seinen drei Nebenzellen noch von kreisförmig angeordneten Zellen umgeben, welche in zwei bis drei Zonen liegen.

Die Schließzellen sind kleiner als die gewöhnlichen Epidermiszellen und erheben sich über deren Niveau. Ihr Durchmesser bei *Knautia arvensis* beträgt $36\ \mu \times 24\ \mu$, bei *Knautia silvatica* 48—$50\ \mu \times 28$—$30\ \mu$. Hohnfeldt[2]) fand bezüglich der Spaltöffnungen auf der Blattober- und -unterseite bemerkenswerte Unterschiede. Die Durchmesser auf der Unterseite sollen nach ihm $39 \times 30\ \mu$, auf der Oberseite $42 \times 28\ \mu$ sein. Ich kann diese Beobachtungen Hohnfeldts dahin modifizieren, daß die Spaltöffnungen auf der Oberseite rundlicher, auf der Unterseite stärker gestreckt sind; noch länger sind sie am Stengel. Will man dafür einen mathematischen Ausdruck finden, so könnte man die lange und die kurze Achse der Ellipse mit den Buchstaben l und b bezeichnen und die Gestaltsverhältnisse durch folgende Formel zum Ausdruck bringen:

Blattoberseite $b : l = 1 : 1,2$,
Blattunterseite $b : l = 1 : 1,5$,
Stengel $b : l = 1 : 2$.

Spaltöffnungen treten auf allen oberirdischen Organen und auf dem Rhizom von *Knautia* auf. Auch die Blumenblätter führen sie bei allen Arten.

Rudolphi[3]) hat zwar bei *Knautia orientalis* auf den Blumenblättern

---

1) Prantl in Flora 1872, p. 305 und Taf. VI.

2) Hohnfeldt, R., Über das Vorkommen und die Verteilung der Spaltöffnungen auf unterirdischen Pflanzenteilen. Diss. Königsberg (1880) p. 21.

3) Rudolphi, K. A., Anatomie der Pflanzen (1807) p. 87.

keine Spaltöffnungen konstatieren können, und diese Angabe ist von PIEPER[1]) übernommen worden, aber die Behauptung ist falsch. *Knautia orientalis* besitzt Spaltöffnungen auf den Blumenblättern, freilich in äußerst geringer Zahl, etwa 3—5 auf dem ganzen Blatt, während *Knautia arvensis* deren 90 auf einem Quadratmillimeter aufzuweisen hat.

Viel zahlreicher erscheinen die Spaltöffnungen auf dem Blatte. Nach den Zählungen von HOHNFELDT[2]) kommen auf einen Quadratmillimeter auf der Oberseite 69, auf der Unterseite 138. Obwohl diese Angabe im allgemeinen zutreffen kann, halte ich doch auf Grund der von mir beobachteten, ganz erheblichen Schwankungen dieser Zahl eine ziffermäßige Angabe für wenig wichtig.

Anhangsweise sei erwähnt, daß an den Blattzähnen von »*Kn. ciliata*« von REINKE[3]) Hydathoden beobachtet worden sind; jeder Blattzahn zeigte einige Wasserspalten.

4. Trichomgebilde.

Die sehr mannigfaltigen Gestalten der Haare gliedern sich physiologisch-anatomisch in zwei Kategorien und jede derselben erscheint von verschiedenartiger Ausbildung, wie folgende Übersicht zeigt[4]):

I. Deckhaare.
  1. Dickwandige, glatte Haare.
    a. aus einer epidermalen Initialzelle hervorgehend.
      α. Haar kurz, 0,2 mm lang.
      β. Haar lang, 0,8—1 mm lang.
    b. auf Emergenzen sitzend, 0,8—1,3 mm lang.
  2. Dünnwandige, warzige Haare.
    a. Haar kurz, gebogen, 0,1 mm lang.
    b. Haar lang, gerade, 1—1,5 mm lang.
II. Drüsenhaare.
  1. Langgestielte Haare mit mehrzelligem Köpfchen und zweizelligem Stiele.
  2. Kurzgestielte Haare, Stiel einzellig.
    a) Köpfchen in 4 Quadranten geteilt, vierzellig.
    b) Köpfchen in mehrere, übereinander liegende Etagen von je 4 in einer Ebene liegenden Zellen gegliedert.

Unberücksichtigt blieben in dieser Übersicht die papillenartig vorgewölbten Epidermiszellen an den Blumenblättern von *Knautia*.

---

1) PIEPER, R., Über das Vorkommen von Spaltöffnungen auf Blumenblättern. Jahresber. über das königl. Friedrichs-Gymnasium zu Gumbinnen (1889) p. 15.

2) HOHNFELDT l. c. p. 21.

3) REINKE, Beiträge zur Anatomie der an Laubblättern, besonders an den Zähnen derselben vorkommenden Sekretionsorgane, in Pringsheims Jahrb. X (1876) p. 151.

4) Einzelne der nachstehenden Haarformen sind bereits beobachtet worden, ohne daß indes die gegebenen Abbildungen vollständig richtig wären; so von VESQUE, Caractères des principales familles Gamopétales in Ann. sc. nat. Paris 7. sér. I. p. 182; und GRIGNON l. c. p. 56.

Was die biologische Bedeutung der Haare anbelangt, so müssen die dickwandigen Deckhaare als mechanische Einrichtungen gegen tierische Angriffe aufgefaßt werden. Die auf Emergenzen aufsitzenden bekleiden die untersten Internodien der Stengel, mit Ausnahme der um *Knautia longifolia* sich gruppierenden Arten, welche von Briquet[1]) deshalb auch als Gruppe *Leiopodae* bezeichnet werden. Treten solche Emergenzhaare auf den Blättern, den Köpfchenstielen und den Involukralblättern auf, so zeigen sie denselben anatomischen Aufbau, sind aber wesentlich kleiner.

Die ihrer Entwicklung nach auf eine Dermatogenzelle zurückzuführenden dickwandigen Deckhaare finden sich auf den Blättern und auf den Köpfchenstielen.

Die dünnwandigen Deckhaare funktionieren nur zum Teil mechanisch, in erster Linie wird man in ihnen einen wirksamen Transpirationsschutz erblicken müssen, um so mehr als die Dichte der Bekleidung offenbar vielfach durch Standort und Klima bedingt wird. So treten sie auf an den Blütenstielen von *Knautia magnifica*; die Blätter von *Knautia subscaposa* erscheinen durch sie weich behaart; sie bedingen den samtartigen Überzug von *Knautia dumetorum* und *macedonica* und das dichte Indument von *Knautia arvensis* var. *budensis, Kn. magnifica* var. *dinarica.*

Die kurzgestielten Drüsenhaare sind fast ausschließlich auf die Blätter beschränkt. Die in obiger Tabelle zuletzt genannten, etagenförmig aufgebauten Haare finden sich bei *Knautia magnifica.* Auf dem Stengel kommen die jetzt erwähnten Drüsenhaare äußerst selten vor.

Die langgestielten Drüsenhaare wiederum sind auf den Stengel beschränkt, und erscheinen an den obersten Internodien und auf den Köpfchenstielen, nur selten auf den Involukralblättern, wie bei *Knautia orientalis.*

5. Unterirdische Organe.

Rhizom. Dieses zeigt eine oberflächliche Korkbedeckung. Douliot[2]) hat für *Knautia silvatica* eine subepidermale Entstehung des Periderms festgestellt. Meine eigenen Untersuchungen an *Knautia longifolia* stimmen mit den Untersuchungen von Vesque[3]) an *Dipsacus* und *Cephalaria* überein, nach denen das Phellogen aus der der Endodermis anliegenden Rindenschicht hervorgeht. Das von Grignon[4]) näher studierte Rhizom von *Knautia arvensis* ist auch von mir bei dieser Art und bei *Knautia longifolia* untersucht worden, und ich kann die Beobachtungen des genannten Forschers im allgemeinen bestätigen. Im wesentlichen stimmt es mit dem Stengel-

---

1) Briquet l. c. p. 118.

2) Douliot, Recherches sur le périderme, in Ann. sc. nat. Paris 7. sér. X (1889) p. 386.

3) Nach Solereder l. c. p. 514.

4) Grignon l. c. p. 18.

bau überein, doch konnte ich konstatieren, daß das Xylem viel weitlumigere, netzförmig verdickte Tracheen besitzt als im Stengel. Die von Grignon bei *Knautia arvensis* gefundenen Calciumoxalat-Kristalle konnte ich nur bei *Knautia longifolia* in größerer Menge konstatieren, nicht aber bei *Knautia arvensis.*

Die Wurzel wirft durch Borkebildung frühzeitig die primäre Rinde ab, wie bereits Grignon[1]) richtig beobachtet hat. Ich kann auch für *Knautia integrifolia* seine Beobachtung bestätigen.

6. Bedeutung der Anatomie für die Systematik.

Aus dem Vorangehenden ergibt sich das Resultat, daß die einzelnen Arten der Gattung *Knautia* anatomisch nicht so spezifisch ausgebildet sind, daß sich ein auf anatomische Merkmale begründeter Bestimmungsschlüssel geben ließe. Immerhin darf der Wert der anatomischen Methode für die Gattung *Knautia* nicht allzu gering bewertet werden, denn sowohl einzelne Sektionen, als auch einzelne Arten oder Varietäten können anatomisch charakterisiert werden.

Für die *Leiopodae* ist das Fehlen der Deckhaare an den unteren Stengelinternodien von hoher systematischer Bedeutung, und die *Purpurascentes* entbehren an ihren Blättern der derbwandigen Haare.

Knautia longifolia ist durch die dicke und stark gestreifte Cuticula, sowie durch die langgestreckten Spaltöffnungen leicht wiedererkennbar. *Knautia magnifica* allein zeigt auf Flächenschnitten der Epidermis in den Winkeln der zickzackartig verlaufenden Wände eigenartige partielle Verdickungen. *Knautia rigidiuscula* teilt mit *Kn. longifolia* das mehrschichtige und sehr dickwandige Hypoderm über den Blattadern. *Knautia silvatica* kann anatomisch sofort bestimmt werden durch den auffallenden Größenunterschied der Epidermiszellen beider Blattseiten, sowie durch die größeren Spaltöffnungen, und *Knautia orientalis* allein besitzt deutliche Hoftüpfel und ihre Petalen sind auffallend arm an Spaltöffnungen.

Wenn somit schon einzelne Sektionen oder Arten anatomisch gut umgrenzt sind, so steigert sich die Bedeutung der Anatomie für die Unterscheidung einzelner Varietäten. In folgendem wird näher ausgeführt werden, daß alle Arten drüsenlose Varietäten und solche mit mehr oder weniger reichlicher Drüsenbekleidung aufzuweisen haben. Auch die Dichte des Induments gibt Varietätscharaktere ab, die nur durch Standortsverhältnisse bedingt sind.

---

1) Grignon l. c. p. 18.

III. Gliederung der Gattung.

Wie schon früher hervorgehoben, waren bis zum Jahre 1814 die Arten von *Knautia* in den beiden LINNÉschen Gattungen *Knautia* und *Scabiosa* verteilt. COULTER, der die im Jahre 1814 von SCHRADER aufgestellte Gattung *Trichera* wieder eingezogen hatte, lieferte noch keinen Versuch einer natürlichen Gruppierung der Arten. Erst A. DE CANDOLLE [1]) erkannte im Jahre 1830, daß die Gattung drei verschiedene Verwandtschaftskreise enthält. Die Sektion *Lychnoides* entspricht der LINNÉschen Gattung *Knautia* und ist durch das zylindrische, wenigblättrige Involucrum ausgezeichnet. Die zweite Sektion, *Tricheroides*, besitzt gleichfalls ein wenigblättriges Involucrum, doch erscheint dieses nicht zylindrisch, starr, sondern setzt sich aus abstehenden Brakteen zusammen. Das Involucellum ist durch die scharfen Borsten des Saumes zweizähnig, während die Sektion *Lychnoides* ein fast borstenloses, vierzähniges Involucellum besitzt. Die dritte Sektion von DE CANDOLLE führt den Namen *Trichera* und besitzt ein vielblütiges Köpfchen; der Kelch trägt 8—10 steife Borsten. Die beiden Sektionen *Trichera* und *Tricheroides* entsprechen der SCHRADERschen Gattung *Trichera*.

Im Jahre 1875 hat BOISSIER [2]) die ebengenannten beiden DE CANDOLLEschen Sektionen zusammengezogen und sie in Gegensatz zu der Sektion *Lychnoides* gebracht. Dieselbe Auffassung vertritt auch HÖCK [3]). Gleich hier sei erwähnt, daß dadurch von BOISSIER eine meiner Ansicht nach sehr heterogene Gruppe geschaffen wurde, denn die beiden zusammengefaßten Verwandtschaftskreise sind durch sehr ausgezeichnete Merkmale voneinander geschieden. Dies wird auch von SCHUR [4]) und LANGE anerkannt, indem SCHUR die drei von DE CANDOLLE geschaffenen Sektionen als besondere Genera (*Knautia*, *Tricheranthes* und *Trichera*) auffaßt, während LANGE [5]) die beiden Gruppen, *Lychnoides* und *Tricheroides*, unter *Knautia* zusammenfaßt und eine selbständige Gattung *Trichera* unterscheidet. Auch ROUY [6]) steht durchaus auf dem Standpunkt von DE CANDOLLE, wenn er dessen drei Sektionen zu besonderen Subgenera erhebt.

Bei seinen Studien über polymorphe Pflanzengruppen Steiermarks kam KRAŠAN [7]) zu sehr bemerkenswerten Resultaten, obwohl sie sich nur auf die Sektion *Trichera* beziehen. Er unterschied zwei größere Gruppen, *Silva-*

---

1) DE CANDOLLE, Prodromus IV (1830) p. 650.

2) BOISSIER, Fl. orientalis III (1875) p. 126.

3) HÖCK, Dipsacaceae in Nat. Pflanzenfam. IV. 4 (1897) p. 188.

4) SCHUR, Phytogr. Mitt. in Verh. naturf. Ver. Brünn XXXIII (1894) p. 235.

5) WILLKOMM et LANGE. Prodr. Fl. Hisp. II (1870) p. 14.

6) ROUY, Flore de France VIII (1893) p. 104.

7) KRAŠAN, Unters. über die Variabilität der Steierischen Formen der *Knautia*, in Mitt. des naturw. Ver. Steiermark (1898—99) p. 64.

ticae und *Arvenses*. Die *Silvaticae* umfassen dreiachsige Pflanzen mit kleinen, rötlichen Köpfchen, wie *Knautia drymeia*; diese Arten nannte er *Purpurascentes*, während von ihm die zweiachsige *silvatica* und andere als *Coerulescentes* zusammengefaßt werden. Die zweite Hauptgruppe sind die *Arvenses*. Für diese gab Krašan eine auf ökologischen Gesichtspunkten beruhende Gliederung. Der *Pratorum*-Typus umfaßt zerschlitzt-blätterige Formen mit hohem, beblättertem Stengel, der *Apricorum*-Typus subscapose Formen, der *Dumetorum*-Typus Formen mit ungeteilten Blättern und beblättertem Stengel und endlich der *Ericetorum*-Typus, eine Varietät, die sich schwerlich systematisch genau wird umgrenzen lassen.

Die Hauptgruppierung ist ohne Zweifel ein glücklicher Griff von Krašan gewesen, denn seine *Purpurascentes* und *Coerulescentes* sind sicherlich durchaus natürliche, auf tieferen morphologischen Charakteren begründete Verwandtschaftskreise. Bedauerlich aber ist die Tatsache, daß Krašan die auf ökologischen Verhältnissen beruhenden Modifikationen der Ausbildung überschätzt und so auf der einen Seite innerhalb der Sektion *Trichera* nur zwei Arten kennt (*Knautia silvatica-arvensis*), andrerseits aber eine Anzahl vermeintlicher Varietäten unterscheidet, denen naturgemäß ein größerer systematischer Wert abgeht.

In diesem Sinne wurden die Ergebnisse von Krašan auch von Briquet [1]) übernommen; er fügte zu dem wichtigen Merkmale der Sproßfolge als unterscheidenden Charakter der *Silvaticae* und *Arvenses* noch die Kelchform hinzu. Die *Arvenses* werden von Briquet nicht weiter eingeteilt; die *Silvaticae* gliedern sich in drei Gruppen, die *Subcanescentes*, *Trichopodae* und *Leiopodae*. Die beiden letzten Verwandtschaftskreise werden durch die Art des Induments am Stengel voneinander geschieden. Das könnte künstlich erscheinen; indes tritt dieses Merkmal im Verein mit anderweitigen morphologischen und anatomischen Unterschieden kombiniert auf, so daß diese beiden Gruppen als durchaus natürlich gelten müssen. Anders verhält es sich mit der Gruppe der *Subcanescentes*. Diese umfaßt die *Knautia drymeia* und *subcanescens*, welche beide eine samtartige Bekleidung besitzen. Das ist aber auch alles, was beide Spezies vereinigt; durch die Art der Innovation, die Blattform, Blütenfarbe u. a. sind sie wesentlich verschieden, so daß ich die Gruppe der *Subcanescentes* als natürlich nicht auffassen kann.

In der kürzlich erschienenen Monographie von Borbás [2]) wird folgendes System in Vorschlag gebracht:

Sectio I. *Centrifrondes* Borb. 1) *pannonica* Jacq. — 2) *centrifrons* Borb. — 3) *intermedia* Pernh. Wettst.

Sectio II. *Sympodiorrhizae* Borb.

---

1) Briquet, Ann. du Conserv. et Jard. bot. de Genève VI (1902) p. 60.

2) Borbás, Revisio Knautiarum in Delect. Semin. Kolosvár (1904).

1. *Latifoliae.*
   4) *subcanescens* Jord. — 5) *silvatica* L. — 6) *craciunelensis* Porc. — 7) *lancifolia* Heuffel. — 8) *Ressmanni* Pach.
2. *Longifoliae.*
   9) *longifolia* W. K. — 10) *asperifolia* Borb. — 11. *decalvata* Borb. — 12) *magnifica* Boiss. — 13. *glabrata* Becker.
3. *Sempervirentes.*
   14) *rigidiuscula* Hladn.

Sectio III. *Multigemmae.*
   A) *Mediterraneae.*
      15) *purpurea* Vill. — 16) *subscaposa* Boiss. — 17) *macedonica* Panc. — 18) *ambigua* Boiss.
   B) *Praealpinae.*
      19) *Kitaibelii* Schult. — 20) *sambucifolia* Borb. — 21) *hungarica* Borb.
   C) *Arvenses.*
      22) *cupularis* Janka. — 23) *arvensis* L.
   D) *Dumeticolae.*
      24) *dumetorum* Heuff.

Sectio IV. *Agemmae.*
   Sphaerocephalae.
      25) *ciliata* Spr. — 26) *byzantina* Fritsch. — 27) *integrifolia* L. — 28) *mimica* Borb.
   Lychnoides.
      29) *orientalis* L. — 30) *Degeni* Borb.
   Appendix.
      Kn. flaviflora Borb.

Soweit Borbás den Untersuchungen von Wettstein, Krašan und Briquet folgt, ist sein System natürlich, denn es entsprechen seine *Centrifrondes* den *Purpurascentes*, *Sympodiorrhizae* den *Coerulescentes*, *Multigemmae* den *Arvenses*.

Auch ist nicht einzusehen, weshalb Borbás[1]) die von Krašan im Jahre 1899 gewählten Benennungen verwirft.

Was aber seine Sektion *Agemmae* anbelangt, so ist diese eine willkürliche Zusammenstellung ganz heterogener Arten, die miteinander keinerlei Verwandtschaft zeigen, denn *Knautia ciliata* hat die nächste Verwandtschaft mit *Knautia silvatica*, und *Knautia orientalis* zeigt mit *Knautia integrifolia* keine näheren Beziehungen; sie sind so verschieden, daß bisher noch kein Forscher daran gedacht hat, sie in eine Gruppe zu vereinigen, weder de Candolle, noch Boissier; für Rouy sind sie sogar Typen zweier Subgenera, für Schur zweier Gattungen. Meiner Auffassung nach steht die Arbeit von Borbás erheblich gegen die Studien von Briquet zurück, weil vor allem ein Eingehen auf tiefere morphologische oder gar anatomische Verhältnisse sorgfältig vermieden wird, und ökologische, sowie biologische Tatsachen nicht die ihnen zukommende Würdigung finden. Nach einem phylogenetischen Zusammenhange der unterschiedenen Sippen wird

1) Borbás in Természettudományi Közlöny (1901) p. 203.

man in der Arbeit vergeblich suchen. So kommt innerhalb seiner Sektionen eine ganz unnatürliche Gruppierung der Arten zustande. Er muß z. B., eben weil sein System künstlich ist, eine weißblühende Varietät der *Knautia arvensis* (*Knautia Kitaibelii*) in eine andere Gruppe stellen, wie die Hauptart. Auf Grund der Einteilung der *Sympodiorrhizae* in *Latifoliae*, *Longifoliae* und *Sempervirentes* kommt Borbás zu dem Ergebnis, eine breitblättrige Varietät von *Kn. longifolia*, seine *Knautia craciunelensis*, aus ihrer nächsten Verwandtschaft zu reißen und sie an *Knautia silvatica* anzureihen, mit der sie nichts zu tun hat, ganz abgesehen davon, daß die von Porcius aufgestellte Sippe verkannt ist. Solcher Beispiele ließen sich noch mehrere anführen.

Auch der von Borbás angenommene Speziesbegriff dürfte anfechtbar sein. Er unterscheidet 30 Arten, doch bleibt die wirkliche Spezieszahl verborgen, indem vielfach kleinere Abänderungen als Spezies bezeichnet, aber nicht numeriert werden. Jede kleine monströse Form, ja sogar Geschlechtsformen werden mit besonderen Namen belegt. Im Com. Túrócz kommt auf dem Berge Tlsta Blatnicza eine merkwürdige *Knautia*-Art vor, auf welche später noch eingehender zurückgekommen werden muß. Hier mag es genügen darauf hinzuweisen, daß diese Pflanze in der Bearbeitung von Borbás unter 16 verschiedenen Namen beschrieben wird, teils als selbständige Spezies, teils als Varietät von *Knautia longifolia*, *silvatica* usw. Dabei wird sie in ganz verschiedene Gruppen seines Systems verteilt. Nur so konnte es ihm gelingen, 195 Namen zusammenzustellen, von denen nicht weniger als 75 seinen Autornamen schmücken. Darin liegt für manchen, der daran Geschmack findet, ein gewisser Wert der Arbeit, weil er in ihr die ältesten Namen aus der Literatur herausgesucht findet, freilich nicht immer mit der nötigen Kritik; denn wenn *Knautia Godeti* als *Knautia glabrata* Becker von Borbás bezeichnet wird, so dürfte diese Nomenklatur-Änderung als mindestens sehr fraglich erscheinen. Aber in solchen Arbeiten liegt überhaupt nicht das Ziel der modernen Systematik, die vielmehr die phylogenetischen Beziehungen der einzelnen Sippen zu einander auf Grund eingehender Forschungen festzustellen sich bestreben soll[1]).

Nach den vorangehenden Auseinandersetzungen bedarf es keiner weiteren Erklärung, welche Gesichtspunkte für das in folgender Darstellung angenommene System maßgebend werden. Mit Rouy fasse ich die drei schon von de Candolle begründeten Sektionen als Subgenera auf, und in der Gruppe *Trichera* finden die Sproßverhältnisse zur Gliederung des formenreichen Verwandtschaftskreises in erster Linie Verwendung, wie dies zuerst Krašan vorgeschlagen hat. Demnach ergibt sich für die folgende Darstellung nachstehendes System:

---

1) Hiernach ist es klar, daß ich der so überaus günstigen Beurteilung der Borbásschen Arbeit, die von Degen (Magy. Bot. Lapok IV [1905] p. 93) gegeben wird, nicht beitreten kann.

I. Subgenus **Lychnoidea.** Einjährige Pflanzen. Involucrum schmal zylindrisch, steif, reich drüsenhaarig, wenigblütig. Involukralblätter linealisch, starr. Involucellum flach, 4-zähnig, kaum borstig. Kelch vielzähnig, behaart, nicht zu einem Pappus auswachsend. Krone mit stark ausgebildeter Unterlippe.

Tracheen mit leiterförmiger Perforation und deutlichen Hoftüpfeln. Spaltöffnungen auf den Blumenblättern äußerst spärlich.

II. Subgenus **Tricheranthes.** Einjährige Pflanzen. Involucrum tassenförmig, ausgebreitet, wenigblütig. Involukralblätter lanzettlich, elliptisch, krautig. Involucellum borstig; Borsten zu zwei Gruppen angeordnet. Kelch bald vielzähnig, bald 8-zähnig, und in diesem Falle zu einem Pappus auswachsend. Krone zweilippig.

Tracheen mit einfacher Perforation und einfachen Tüpfeln. Blumenblätter mit zahlreichen Spaltöffnungen.

III. Subgenus **Trichera.** Zweijährige oder häufiger perennierende Pflanzen. Involucrum tassenförmig, ausgebreitet, vielblütig. Involukralblätter lanzettlich bis elliptisch, krautig. Involucellum flach, 4-zähnig. Kelch stets 8—10-zähnig und zu einem Pappus ausgewachsen. Krone zweilippig.

Tracheen mit einfacher Perforation und einfachen Tüpfeln. Blumenblätter mit zahlreichen Spaltöffnungen.

Sectio 1. Arvenses. Zweijährige oder perennierende Pflanzen mit starker Pfahlwurzel. Blätter meist geteilt. Involucellum deutlich gestielt. Kelch becherförmig.

Subsectio A. *Biennes.* Pflanze mit dicyklischer Entwicklung, hapaxanth. Wurzel ohne Adventivsprosse.

Subsectio B. *Perennes.* Pflanze perenn, mit polykarpischer Entwicklung. Wurzel mit Adventivsprossen, mehrköpfig.

Sectio 2. Silvaticae. Zweijährige oder häufiger perennierende Pflanzen. Blätter meist ungeteilt, breit und weich. Involucellum sitzend. Kelch flach.

Subsectio A. *Albescentes.* Zweijährige, hapaxanthe Pflanzen. Köpfchen mittelgroß, weiß.

Subsectio B. *Purpurascentes.* Mehrjährige, dreiachsige Pflanzen. Köpfchen klein, rötlich. Derbwandige Haare auf den Blättern fehlend.

Subsectio C. *Coerulescentes.* Mehrjährige, zweiachsige Pflanzen. Köpfchen mittelgroß, bläulich.

Sectio 3. Longifoliae. Perennierende, zweiachsige Pflanzen. Blätter meist ungeteilt, schmal und lederartig. Involucellum sitzend. Kelch flach.

Cuticula auffallend dick, stark gestreift. Außenwände der Epidermis dickwandig. Spaltöffnungen langgestreckt. Über den Blattadern mehrschichtiges, dickwandiges Hypoderm.

Subsectio A. *Trichocaules.* Untere Stengelinternodien mit Deckhaaren.

Subsectio B. *Leiopodae.* Untere Internodien ohne alle Deckhaare.

IV. Ökologische Verhältnisse.

Obwohl das Areal der Gattung *Knautia* auf Europa und die angrenzenden Nachbargebiete beschränkt erscheint, ergeben sich doch zwischen der Breite von Norwegen und Palästina wichtige klimatische Unterschiede; in den Wäldern der Alpen und auf den sonnigen Steppen Südrußlands sind die ökologischen Faktoren wesentlich verschieden. Dies muß sich nicht nur im morphologischen Bau, sondern auch in der Anatomie der Arten zum Ausdruck bringen, wie dies im allgemeinen für die Pflanzenwelt schon von Warming[1]) durchgeführt worden ist.

A. Formationen.

Die Arten der Gattung *Knautia* gehören teils xerophilen, teils mikrothermen Pflanzenformationen an. Auch haben sich einzelne Arten in ihrer Organisation veränderten äußeren Verhältnissen angepaßt, so daß sie in mehr oder weniger scharf ausgeprägten Varietäten an der Zusammensetzung verschiedener Pflanzenvereine sich beteiligen. Das gilt z. B. für *Knautia arvensis*, welche nicht nur auf Wiesen und Grasfluren erscheint, sondern auch an sonnigen, trockenen Lehnen, oder sogar in Felsspalten zu vegetieren vermag.

In bezug auf das Substrat findet sich keine scharf ausgesprochene Bodenstetigkeit. Mit gewissem Rechte kann man wohl *Knautia silvatica* als kalkholde Spezies bezeichnen, obwohl sie, z. B. in den Karpathen, auch auf Trachyt und auf kristallinischem Gestein erscheint, und für *Knautia longifolia* hat schon Pax[2]) darauf hingewiesen, daß sie kaum als Kalkpflanze zu bezeichnen ist. Wenn aber im schweizerischen Jura mehrere Sippen, wie z. B. *Knautia Godeti*, bisher nur auf Kalksubstrat gefunden wurden, so ergibt sich daraus noch nicht die Kalkstetigkeit der genannten Arten, sondern vielmehr nur die Tatsache, daß sie für den floristisch so interessanten kleinen Bezirk endemisch sind.

Will man die Beteiligung der Knautien an der Zusammensetzung der Formationen beleuchten, so kommen folgende Pflanzenvereine in Betracht.

---

1) Warming, Lehrbuch der ökologischen Pflanzengeographie. Deutsche Ausgabe von Graebner (1902).

2) Pax, Grundzüge der Pflanzenverbreitung in den Karpathen I (1898) p. 167.

1. Mediterrane Steppen.

An der Zusammensetzung dieser Formation beteiligen sich nur einjährige Arten, welche zu ihrer Entwicklung einer relativ kurzen Vegetationsperiode bedürfen, wie *Knautia orientalis*, *byzantina*, *integrifolia*, *Degeni*. Je mehr der Boden an Feuchtigkeit verliert, und je mehr die Insolation zunimmt, desto leichter kommt es zur Ausbildung von Zwergformen. Vielfach erfahren namentlich die Stengelblätter eine starke Reduktion, so daß fast nur eine grundständige Rosette assimilierender Spreiten übrig bleibt, wie bei *Knautia integrifolia* var. *mimica*.

Die dieser Formation angehörigen Arten von *Knautia* gehen leicht in die Flora sonniger Felsen über.

Bei den dieser Formation angehörigen Pflanzen muß die auffallende Kleinheit der Blätter als wirksamer Transpirationsschutz gelten, sowie deren aufrechte Stellung, so daß z. B. *Knautia byzantina*, *Degeni* usw. ganz den Habitus einer sogenannten Kompaßpflanze besitzt, ohne freilich einen isolateralen Blattbau zu zeigen.

2. Formation felsiger Abhänge.

Diese Pflanzengemeinschaft gehört, wie schon Willkomm[1]) mit Recht betont hat, den offenen Formationen an. Sie ist vornehmlich im Mittelmeergebiet entwickelt, und erscheint als Vegetation stark besonnter Felsen oder trockener, steiniger Abhänge. Die typischen hierher gehörigen Arten sind *Knautia purpurea* und *Knautia subscaposa*, perennierende Arten, welche in ihren Innovationsverhältnissen sich an *Knautia arvensis* anschließen. Der Habitus ist subscapos, und die Blätter zeigen eine starke Zerschlitzung oft in linealische Abschnitte. In dieser tiefen Gliederung der Blätter liegt bereits ein wirksamer Transpirationsschutz, der noch erhöht wird durch die dicht samtartige Bekleidung der Vegetationsorgane und den Reichtum an Drüsenhaaren an den Achsen. Auf nährstoffarmem Boden kommt es zur Ausbildung von Zwergformen, während die genannten Arten, wenn sie als Glieder von Talwiesen auftreten, einen kräftigeren Habitus aufweisen. Solche Varietäten sind *Knautia subscaposa* var. *robusta* und *Knautia purpurea* subsp. *collina* var. *foliosa*.

Auch *Knautia rigidiuscula*, deren Areal im wesentlichen der mitteleuropäischen Flora zuzurechnen ist und welche hier anderen Formationen angehört, tritt in Dalmatien in einer besonderen Subspezies (ssp. *dalmatica*) als Glied der Formation felsiger Abhänge auf. In ihrer Organisation gleicht sie den oben beschriebenen Arten (*subscaposa*, *purpurea*), aber der Mangel des Indumentes wird hier ausgeglichen durch die derb lederartigen Blätter

---

1) Willkomm, Grundzüge der Pflanzenverbreitung auf der iberischen Halbinsel (1896) p. 204.

mit stark entwickelter Cuticula und die in fast haarfeine Abschnitte zerschlitzte Spreite.

Die hier besprochene Formation erscheint viel seltener als im Mediterrangebiet in der Flora Mitteleuropas, namentlich dort, wo die klimatischen Verhältnisse noch an Wärme und Trockenheit der Mediterranprovinz erinnern. So erscheint in Siebenbürgen an sonnigen Felsen *Knautia arvensis* var. *glandulosa* f. *subacaulis*, und im ungarischen Tieflande auf trockenen Hügeln am Balatonsee, an Felsen des Sashegy bei Budapest, und nach brieflicher Mitteilung von L. Simonkai an Felsen der ungarischen Mittelgebirge *Knautia arvensis* var. *budensis*, welche, was Indument und Blattgestalt anbelangt, sich an *Knautia purpurea* eng anschließt.

3. Formation sonniger Gebüsche auf trockenem Substrat.

Die ebengenannte *Knautia arvensis* var. *budensis* ist keineswegs bloß eine Felsenpflanze, sondern tritt vielfach auch zwischen lichtem, lockerem Strauchwerk auf. Für diese Formation in dem ungarischen Hügellande, namentlich in den Weinbergen, ist *Knautia dumetorum* ein Charaktergewächs. Sie trägt kleine Köpfe, wie die Steppenpflanzen, und besitzt ein dichtes Indument, wie die Sippen der vorigen Formation, so daß sie in ihrer Organisation zwischen beiden Ausbildungsweisen schwankt. Derselben Gemeinschaft gehören an *Knautia intermedia* und *macedonica*.

4. Formation der Tal- und Bergwiesen.

Dieser Formation gehören einige Sippen von *Knautia arvensis* an, vor allem var. *polymorpha* und in der Bergregion var. *Kitaibelii*. Schon Drude[1]) und Engler[2]) bezeichnen diese Art als Wiesenpflanze, obwohl sie leicht auch in andere Formationen übertritt. Sie wächst neben anderen perennierenden Stauden zwischen dem geschlossenen Grasteppich und ist durch die Art ihrer Innovation in vorzüglicher Weise auch angepaßt an den Aufenthalt auf solchen Grasmatten, welche durch den Schnitt des Heues oder durch Abweiden von seiten der Tiere regelmäßig verletzt werden. Der Untergrund in dieser Formation ist bald trocken, bald feucht, die Insolationsverhältnisse verschieden, und daraus erklärt sich die für diese Art schon oft betonte Heterophyllie. Je trockener der Standort wird, und je mehr er den Sonnenstrahlen ausgesetzt ist, in desto höherem Maße nimmt das Indument zu, und die Blätter neigen dann zu starker Zerschlitzung. Diese letzteren Formen sind es, welche hier und da auch als Felsenpflanzen auftreten können. Hier mag erwähnt werden, daß die Blätter von *Knautia arvensis* eine nach den Jahreszeiten verschiedene Stärke des Indumentes besitzen. Das Maximum zeigen die Blätter der überwinternden Blattrosette,

1) Drude, Deutschlands Pflanzengeographie I (1896) p. 151.

2) Engler, Die Pflanzenformationen der Alpenkette. Berlin p. 10.

während die Sommerblätter bisweilen fast kahl sind. Ähnliche Verhältnisse zeigt übrigens auch *Knautia sarajevensis*, deren Stengelblätter vollständig glatt, kahl und lederartig erscheinen, während die Grundrosette ein starkes Saisonindument aufzuweisen hat.

HANSGIRG[1]) hat darauf hingewiesen, daß die *Knautia*-Arten in die Gruppe der ombrophoben Pflanzen gehören, die ihre Blüten durch besondere Krümmungen der Blütenstandsachse schützen, so daß die Oberfläche des Köpfchens bei Regen abwärts gekrümmt erscheint.

Die Angabe bedarf sicherlich einer sorgfältigen Prüfung, umsomehr, als die Annahme nicht von der Hand zu weisen ist, daß das Nicken der Köpfchen erst durch das Gewicht der an ihnen haftenden Regentropfen bedingt wird.

5. Formationen des montanen Buschwaldes.

Unter diesem Namen schildert PAX[2]) eine Formation aus den Karpathen, in welcher neben anderen perennierenden Stauden *Knautia silvatica* einen wichtigen Bestandteil bildet. Übereinstimmend nennt DRUDE[3]) sehr richtig diese Art eine Pflanze, welche »besonders in der oberen Bergwaldregion die Ränder und Lichtungen begleitet«. Auch ENGLER[4]) schildert ihre Standorte aus den Alpen in gleicher Weise. Ähnlich wie *Knautia silvatica* verhält sich die dem pontischen Florenbestandteile angehörige *Knautia drymeia* und ebenso *Knautia subcanescens* der Alpen.

Die robuste Pflanze kriecht mit langem Rhizom in dem humusreichen, lockeren Substrate hin, entwickelt gestreckte Internodien und trägt große Blätter, welche, um das geschwächte Licht auszunützen, flach ausgebreitet und senkrecht gegen den einfallenden Lichtstrahl orientiert sind. Sie bedarf nicht eines Transpirationsschutzes, wohl aber einer Förderung der Verdunstungsgröße. Daher tritt die Bekleidung stark zurück, und die Blätter sind dünn und zart, die Spaltöffnungen, wie schon früher erwähnt, auffallend größer, als bei den heliophilen Sippen.

Namentlich *Knautia silvatica* überschreitet die obere Waldgrenze und tritt in die Knieholzregion ein, wie schon ENGLER[5]) bemerkt hat. Aber die in die waldlose Region aufsteigenden Sippen von *Knautia silvatica* gehören nicht mehr der typischen Form (var. *dipsacifolia*) an, sondern sind besondere Hochgebirgstypen. Die obere Grenze für die typische Form liegt denn auch nach BRIQUET[6]) um 200 m niedriger, als die der übrigen

1) HANSGIRG, Beiträge zur Kenntnis der Blütenombrophobie. Sitzungsber. der k. böhm. Ges. Wiss. math.-naturw. Klasse. Prag XXXIII (1896) p. 29—30.

2) PAX, Grundzüge der Pflanzenverbreitung in den Karpathen. Leipzig (1898) p. 137.

3) DRUDE l. c. p. 151.

4) ENGLER l. c. p. 17.

5) ENGLER l. c. p. 26.

6) BRIQUET l. c. p. 107.

Varietäten. Nach mündlicher Mitteilung von Prof. Pax gehört die var. *pocutica* in den Alpen der Mármaros nicht der Waldregion an, sondern ist vorzugsweise ein Bestandteil subalpiner Matten. Solche Sippen nähern sich in ihrer Ausbildung in hohem Maße der *Knautia longifolia*, so daß z. B. die Varietät *Sendtneri* von den schweizerischen Floristen häufig als *Kn. longifolia* bestimmt wurde. Die Übereinstimmung beruht auf der Kleinheit und Schmalheit des Blattes, dem noch mehr zurücktretenden Indument und den stärker verkürzten Internodien.

Dieselben Vegetationsbedingungen teilt mit *Knautia silvatica* var. *pocutica* die auf die südwestlichen Randgebirge Siebenbürgens beschränkte *Knautia lancifolia* var. *transsilvanica*.

6. Formation subalpiner Matten.

Keine Art der Gattung steigt in die alpine Region der Gebirge empor; und doch kann man einen Gebirgstypus unterscheiden, der auf den üppigen, subalpinen Matten der Alpen, Ostkarpathen, der Balkanländer und pontischen Gebirge Kleinasiens sich einstellt. Als Typus kann *Knautia longifolia* dienen, welche aus der Mattenflora nur an solche felsige Stellen übergeht, wo zwischen den Spalten des Gesteins Humus sich ansammelt[1]. Die auffallend großen und vielfach intensiv gefärbten Köpfe lassen die Art als Gebirgspflanze erkennen. Ihre Standorte sind einer starken Insolation ausgesetzt, bei der die Pflanze eines wirksamen Transpirationsschutzes bedarf. Dieser liegt bei dem Mangel einer Haarbekleidung in den stark verdickten Außenwänden der Epidermiszellen, und der kräftig entwickelten Cuticula, wodurch die Blätter derb, lederartig werden. Ihre im allgemeinen schmalen Spreiten erscheinen stark glänzend und reflektieren das Licht. Dagegen besitzt die Pflanze ein stark behaartes Involucrum, worin wohl ein Schutz gegen nächtliche Temperaturerniedrigung liegt. Das wird umso wahrscheinlicher, wenn man berücksichtigt, daß die Blütezeit der Pflanze in den Hochsommer oder Spätsommer fällt, wo die Temperaturunterschiede zwischen Tag und Nacht erheblich zugenommen haben.

Die typischen Sippen der *Knautia magnifica* stimmen in ihrer Organisation mit *Knautia longifolia* vollständig überein, erhalten aber als weiteren Transpirationsschutz ein dichtes Indument. Ihre Blätter sind, wie bei *Knautia longifolia* stets ungeteilt, doch kommt eine Varietät (var. *persicina*) auf den Kalkgebirgen von den venetianischen Alpen bis nach Montenegro vor, die sich an felsige Standorte angepaßt hat. Sie wird unter den veränderten Existenzbedingungen zu einer subskaposen Form mit tief fiederschnittigen Blättern.

Denselben Fall von Heterophyllie zeigt *Knautia rigidiuscula*. Die typische Subspezies (*Fleischmanni*) gleicht der *longifolia;* andere Sippen

1) Vergl. Pax l. c. p. 167.

(Subspec. *dalmatica*) sind Felsenpflanzen geworden, wie früher schon erwähnt wurde.

Im Comitate Túrócz erscheint eine Art, auf die zuerst Borbás die Aufmerksamkeit gelenkt hat, *Knautia turocensis*, aus der Verwandtschaft der *rigidiuscula*. Sie ist bisher nur vom Berge Tlsta bei Blatnicza beschrieben worden, und gleicht in ihren derben, lederartigen, glänzenden und kahlen Blättern und den großen Köpfchen der *Knautia longifolia*, aber die Spreiten werden breiter und neigen vielfach zu fiederschnittiger Spaltung. Dadurch ergibt sich für *Knautia turocensis* eine große Variabilität, welche Borbás veranlaßte, die in Rede stehende Art unter 16 verschiedenen Namen aufzuführen. Der Umstand, daß diese vermeintlichen Spezies auf einem beschränkten Gebiete wachsen, und noch dazu an demselben Tage (24. VII. 1894) von Borbás gesammelt wurden, hätten ihn bei der Bewertung dieser Pflanze zur Vorsicht mahnen müssen. Zu *Knautia turocensis* gehören nach Einsicht der Originale folgende »Spezies« von Borbás: *Knautia Brandzai* (p. 24), *dipsaciformis* (p. 26), *turocensis* (p. 35), *lancifolia* (p. 34), *pterotoma* (p. 35), *praealpina* (p. 64), *longifolia* var. *lacinians* (in sched.), *silvatica* var. *pinnatisecta* (p. 27), *silvatica* var. *drosophora* (p. 27), *silvatica* var. *semicalva* (p. 28), *Sendtneri* (p. 29), *Linnaeana* (p. 30), *craciunelensis* (p. 33), *longifolia* var. *prionodonta* (p. 40), *longifolia* var. *adenophoba* (p. 40), *hungarica* (p. 63).

B. Die ökologischen Verhältnisse als formbildender Faktor.

Krašan hat in der Umgebung von Graz[1]) wertvolle Beobachtungen über die Variabilität von *Knautia* an 25 verschiedenen Versuchsorten angestellt. Er kam zu dem Resultate, daß *Knautia arvensis* an den Standorten von *Knautia drymeia* infolge der veränderten Existenzbedingungen in diese übergeht. Die Krašan'schen Versuchspflanzen konnte ich zwar selbst nicht untersuchen, doch möchte ich, wie schon Briquet[2]) das getan hat, die Angabe von Krašan bezweifeln.

Krašan hat »*Knautia arvensis* var. *bipinnatifida*« aus Sandboden in Humusboden überpflanzt. Danach wäre die Pfahlwurzel in ein Rhizom übergegangen und die Spreiten wären ganz geblieben. Dies ist seine Beweisführung. Krašan hat dabei aber das Rhizom, die Art der Innovation, das Köpfchen und den Kelch gar nicht beachtet. *Knautia arvensis* wird zwar im Walde zu einer großen Pflanze mit kahlen, ungeteilten Blättern, wie solche von Javorka[3]) bei Gredistye in Südostungarn gesammelt worden sind; aber derartige Sippen dürfen trotz einer gewissen habituellen Ähnlichkeit nicht mit *Knautia drymeia* verwechselt werden, denn beide Arten

1) Krašan l. c. p. 64.
2) Briquet l. c. p. 64.
3) Javorka im Herbar der Universität zu Budapest.

sind in ihren systematischen Merkmalen außerordentlich verschieden. Wenn demnach dieses Hauptergebnis Krašans mindestens als im höchsten Maße zweifelhaft bezeichnet werden muß, so gebührt dem genannten Forscher doch das Verdienst, experimentell nachgewiesen zu haben, daß gewisse Knautien infolge veränderter ökologischer Verhältnisse stark variieren und sich den gegebenen Standortsverhältnissen anpassen. Es entstehen so in der Tat neue Sippen, welchen man den Rang einer Varietät zuerkennen muß, aber von einer Umbildung einer Art in die andere kann nicht die Rede sein. Dagegen muß betont werden, daß, solange die äußeren Bedingungen konstant bleiben, auch die an bestimmten Standorten vorkommenden Sippen dieselbe Ausbildung beibehalten. Die ökologischen Faktoren, welche verändernd auf die Form einwirken, sind Intensität der Belichtung, Wärme, Bodenbeschaffenheit und Feuchtigkeit; sie sind es, die den allgemeinen Habitus der Knautien bedingen, die Art des Induments, die Größe und die Gestalt des Blattes. Dagegen erweisen sich die Art der Innovation und die morphologische Ausgestaltung der Blüte als durchaus konstant. Die Angabe von Beck[1]), daß die Art des Perennierens innerhalb einer Spezies schwankt, vermag ich nicht zu bestätigen.

Die Grenzen der Variabilität sind innerhalb der Gattung verschieden weit. Ziemlich scharf umgrenzt sind *Knautia longifolia, Godeti, sixtina, flaviflora*, Arten, welche einer Sektion angehören, ferner *Knautia subcanescens, Ressmannii, lancifolia* u. a.; innerhalb weiter Grenzen variiert *Knautia silvatica*, und die größte Variabilität begegnet uns bei *Knautia arvensis*, während die mediterranen Arten nur schwach abändern. Daraus ergibt sich, daß die größte Veränderlichkeit sich findet bei den Arten, welche dem Hügellande und der Bergregion Mitteleuropas angehören, daß dagegen die Arten des höheren Gebirges durch die Konstanz ihrer Merkmale ausgezeichnet sind.

Das gilt sogar für die Sippen von *Knautia silvatica*, welche aus der Waldregion in die subalpine Region aufsteigen.

Aus dem Vorangehenden kann man ersehen, daß innerhalb der Gattung Parallelformen bei verschiedenen Spezies zur Ausbildung gelangen. In folgender Tabelle sind einige Beispiele hierfür übersichtlich zusammengestellt (S. 421).

V. Geographische Verbreitung.

1. Areal der Gattung.

Die Gattung bewohnt das ganze mitteleuropäische Gebiet bis an den Ural und dringt in Skandinavien weit bis in das subarktische Europa nordwärts. Die Gattung erscheint ferner im Mediterrangebiete in weiter Verbreitung.

1) Beck v. Managetta, Fl. Nied. Öst. II. 2. Wien (1893) p. 1148.

Stengel:	robust, beblättert						subskapos					
	kahl		behaart		filzig		kahl		behaart		filzig	
Blatt:	ganz	geteilt	ganz	geteilt	ganz	geteilt	ganz	geteilt	ganz	geteilt	ganz	geteilt
Kn. integrifolia	—	—	*genuina*	*amplexicaulis*	—	—	—	—	*lamprophyllos*	*mimica*	—	—
Kn. byzantina	—	—	*Fritschiana*	*heterophylla*	—	—	—	—	—	—	—	—
Kn. orientalis	—	—	*salicifolia*	*grandis*	*integra*	—	—	—	—	—	—	—
Kn. silvatica v. *dipsacifolia*	*semicalva*	—	*typica*	*pinnatisecta*	—	—	—	—	*rosulans*	—	—	—
Kn. drymeia	*carniolica*	—	*Heuffeliana*	*lyrophylla*	*nympharum*	—	—	—	—	—	—	—
Kn. Ressmanni	*robusta*	—	—	—	—	—	*veneta*	—	—	—	—	—
Kn. longifolia	*Kochii*	—	—	—	—	—	*nudicaulis*	—	—	—	—	—
Kn. magnifica	—	—	*baldensis*	—	*dinarica*	—	—	—	—	—	—	*persicina*
Kn. flaviflora	—	—	*Kochiana*	—	*heterotricha*	—	—	—	—	—	—	—
Kn. arvensis v. *polymorpha*	*collina*	*trivialis*	*agrestis*	*pratensis*	*hispida*	*tomentosa*	—	—	*decipiens*	*fallax*	—	—
v. *budensis*	—	—	—	—	*asecta*	*jasionea*	—	—	—	—	—	*rhizophylla*
v. *Kitaibelii*	—	—	*lanceolata*	*carpathica*	—	*pubescens*	—	—	—	*scapiformis*	—	—
Kn. ambigua	—	—	*midrorensis*	*rumelica*	—	—	—	—	—	*pectinata*	—	*pseudocollina*
Kn. Timeroyi	—	—	*integrifolia*	*typica*	—	—	—	—	—	—	—	—
Kn. subscaposa	—	—	—	—	—	*robusta*	—	—	—	—	*subintegerrima*	*typica*
Kn. purpurea ssp. *collina*	—	—	—	—	—	*foliosa*	—	—	—	—	*indivisa*	*meridionalis*
Kn. macedonica	—	—	—	—	*indivisa*	*lyrophylla*	—	—	—	—	—	—
Kn. dumetorum	*bosniaca*	—	—	—	*rosea*	*heterotoma*	—	—	—	—	—	—

Es handelt sich bei der Umgrenzung des Areales zunächst um die Feststellung der Polargrenze. Diese Linie durchschneidet das südliche Island[1]) und trifft Norwegen unter 68° 48′[2]) an der Westküste. Sie deckt sich demnach hier mit der Grenzlinie für die Gattung *Succisa*, welche nach SCHÜBELER[3]) die Ostküste Schwedens unter 65° verläßt. Dies letztere gilt wohl auch für die Gattung *Knautia*. Von hier sinkt sie allmählich ostwärts, um unter dem 61. Grade im Gouv. Perm[4]) den Ural zu erreichen.

Die Polargrenze der Gattung *Knautia* fällt demnach nicht zusammen mit den nördlichen Grenzlinien der meisten laubabwerfenden Bäume Europas, für welche die Eiche der Hauptvertreter ist, sondern geht sowohl in Skandinavien, als in Rußland weit über diese Breite nach Norden hinaus. Auch läßt sich keine Übereinstimmung mit einer Isotherme konstatieren, am wenigsten mit einer Juliisotherme; höchstens erinnert der Verlauf der Polargrenze von *Knautia* noch einigermaßen an die Jahresisotherme von 2 Grad[5]), wenigstens soweit Skandinavien und das westliche Rußland in Betracht kommen. Im östlichen Teile Nordrußlands aber liegt die Knautiengrenze um 5 Grad nördlicher als die genannte Jahresisotherme.

Die Polargrenze der Gattung wird von *Knautia arvensis* gebildet; in der Ostgrenze tritt neben der genannten Art auch *Knautia montana* auf. Wie weit die Gattung nach Sibirien reicht, ist nicht ganz sicher, da Herbarmaterial aus dem westlichen Teile Sibiriens kaum vorliegt, und die Literaturangaben äußerst spärlich und unsicher sind[6]). Nur von *Knautia montana* hat KORSCHINSKY[7]) eine genaue Darstellung des Areals gegeben. Hiernach erscheint es kaum als zweifelhaft, daß die Verbreitung der Gattung den Ural nicht überschreitet.

Die Südgrenze umschließt den Kaukasus und Armenien, die Küstengebiete Kleinasiens und Syriens und verläuft in Nordafrika an der Grenze der mediterranen Flora gegen die Wüste.

In diesem großen Gebiete ist das Subgenus *Trichera* entwickelt. Die beiden anderen Untergattungen sind für das Mittelmeergebiet endemisch. *Tricheranthes* reicht von Ostspanien durch Nordafrika und das mediterrane Europa bis an die Westküsten Kleinasiens und Syriens, während die Untergattung *Lychnoidea* auf den mediterranen Anteil der Balkanhalbinsel und die Nordküste Kleinasiens beschränkt ist (s. Karte).

---

1) STEFÁNSON, »Fra Islands Växtrige«, nach PETERSEN in Justs Jahresbericht (1896) 2. p. 170.

2) BLYTT, Norges Flora. Christiania (1861) p. 537.

3) Pflanzenwelt Norwegens (1875) p. 241.

4) KORSCHINSKY, Tent. Fl. Rossiae (1898) p. 199.

5) Vergl. BERGHAUS, Physik. Atlas III. Meteorologie. Karte 30.

6) Vergl. LEDEBOUR, Fl. Ross. (1844—46) II. p. 450.

7) KORSCHINSKY, Les restes de la végétation ancienne dans l'Oural, in Bull. acad. St. Pétersbourg (1894) V. ser. 1. p. 21.

2. Die Verteilung der Arten auf die einzelnen Gebiete.

Innerhalb des eben geschilderten Areals sind die einzelnen Arten sehr ungleichmäßiger Weise verteilt. Da nun ferner nur selten die Areale sich decken, so ergibt sich hieraus ein für die Gattung auffallend großer Endemismus, wie umstehende Tabelle I zeigt.

Sehr arm an Arten sind die kälteren und feuchten Regionen des mitteleuropäischen Gebietes mit Einschluß des subarktischen Europas. Denn hier findet sich nur *Knautia arvensis* in der formenreichen Varietät *polymorpha*.

Unter dem trockeneren und wärmeren Klima dem der pontischen Provinz angehörigen Teile Mitteleuropas steigert sich der Formenreichtum der *Knautia arvensis* und gleichzeitig damit die Artenzahl, welche hier bis auf 5 steigt.

Vor allem aber gehören die meisten Arten der Gebirgsflora an, und hierbei zeigt sich die beachtenswerte Tatsache, daß ohne Zweifel die Alpen und die Gebirge der nördlichen Balkanhalbinsel gegenwärtig das Entwicklungszentrum der Gattung bilden; denn es besitzen:

Apennin	1	Art
Pyrenäen	2	Arten
Europ. Mittelgeb.	5	»
Karpathen	6	»
Balkan	9	»
Alpen	16	»

Hieraus ergibt sich ein hervorragender Reichtum an Arten für die Alpen. Dazu kommt aber noch die Tatsache, daß von den 5 den europäischen Mittelgebirgen zugerechneten Spezies 3 Charakterpflanzen des schweizerischen Jura sind; dieses Gebirge steht in den nächsten Beziehungen zu den Alpen.

Es empfiehlt sich, nach dieser summarischen Übersicht die einzelnen Gebirgsfloren bezüglich der Knautien einer näheren Besprechung zu unterwerfen. Die Pyrenäen und der Apennin können hierbei außer Betracht bleiben. Als Erläuterung kann Tab. II (S. 425) dienen.

1. Alpen. Die einzelnen Verwandtschaftskreise verhalten sich in ihrer Verbreitung über die Alpen recht verschieden. Die Sektion *Arvenses* ist in den Ostalpen nur durch die typische Art vertreten, während im Westen, im Gebiete der Savoyer und kottischen Alpen, sowie in der Dauphiné endemische Varietäten mediterraner Spezies hinzutreten, wie z. B. *Knautia purpurea* subsp. *Grenieri*. Als Endemismus müssen *Knautia leucophaea* und *Timeroyi* aus demselben Gebiete und *dumetorum* var. *transalpina* hinzugefügt werden, letztere Art aus den insubrischen Alpen.

Der Verwandtschaftskreis der *Knautia silvatica* ist über das ganze

Tabelle I.

Spezies	Subarkt. Europa	Mitteleuropäisches Gebiet											Mittelmeergebiet				
		Atlant.	Subatlant.	Sarmat.	europ. Mittelgeb.	pontisch. Provinz	Pyrenäen	Alpen	Apenninen	Karpath.	Westpont. Balkan	Kaukasus	SW.	Iberien	ligur.-tyrrhen.	Mittleres	Südliches
1. *Kn. orientalis* . . .	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.
2. *Kn. Degeni*	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.
3. *Kn. integrifolia* . .	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	+	+	+
4. *Kn. byzantina* . . .	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.
5. *Kn. Timeroyi* . . .	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.
6. *Kn. arvensis* . . .	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
v. *polymorpha* u. *gland.*	+	+	+	+	+	+	.	+	.	+	+	+	.	.	.	.	.
v. *budensis*	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
v. *Kitaibelii*	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.
7. *Kn. ambigua* . . .	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.
8. *Kn. numidica* . . .	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+
9. *Kn. leucophaea* . .	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.
10. *Kn. purpurea* . . .	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
v. *meridionalis* . .	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	+	.
v. *illyrica*	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.
v. *calabrica*	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.
SSp. *Grenieri* . . .	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.
11. *Kn. subscaposa* . .	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	+	+	.	.	.
12. *Kn. macedonica* . .	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	+	.
13. *Kn. dumetorum* . .	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
v. *transalpina* . . .	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.
14. *Kn. cupularis* . . .	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Dazu die in Tab. II genannten Arten . . .	.	.	.	.	4	2	1	11	.	5	6	1	.	.	.	.	.
Summa	1	1	1	1	5	5	2	16	1	6	9	2	2	3	2	6	2

Tabelle II.

Spezies	Europ. Mittelgebirge					Sierra Nevada, Pyrenäen	Alpenländer				Karpathen		Pont. Geb.		Kaukasus u. Ural
	Zentralfranz. Bergland	Rheinland	Jura	Hercyn. Bergl.	Böhm.-mähr. Bergl.		N. Voralpen	Zentral W.	Zentral O.	S. Voralpen	W.	O.	Balkan	Pontus	
Kn. montana . . .	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+
Kn. Drymeia . . .	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
v. *Heuffeliana* .	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	.	+	.	.	.
v. *nympharum*	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.
v. *tergestina* . .	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.
v. *carniolica* .	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.
v. *lanceolata* .	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.
Kn. intermedia . .	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	.	.	.	.	.
Kn. sarajevensis . .	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.
Kn. subcanescens. .	.	.	+	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.
Kn. silvatica . . .	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
v. *dipsacifolia* .	+	.	.	.	+	+	.	.	+	+	+	+	.	.	.
v. *praesignis* .	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	.	.	.
v. *cuspidata* . .	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.
v. *semicalva* . .	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	+	+	.	.	.
v. *Sendtneri* . .	.	.	+	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.
v. *pocutica* . .	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.
v. *nevadensis* .	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Kn. lancifolia . . .	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
v. *transsilvanica*	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.
v. *dolichophylla*	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.
v. *crinita* . . .	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.
v. *succisoides* .	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.
v. *Gaudini* . .	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.
v. *vogesiaca* . .	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Kn. turocensis . . .	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.
Kn. rigidiuscula . .	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
I. *Fleischmanni*	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.
v. *travincensis*	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.
II. *dalmatica* . .	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.
Kn. Ressmani . . .	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.
Kn. longifolia . . .	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
v. *Kochii* . . .	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	.	+	.	.	.
v. *Wagneri* . .	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.
v. *aurea* . . .	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.
Kn. Godeti	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Kn. sixtina	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.
Kn. flaviflora . . .	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.
Kn. albanica . . .	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.
Kn. magnifica . . .	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
v. *baldensis* . .	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	.	.	.	.	.
v. *persicina* . .	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.
v. *dinarica* . .	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.
v. *perfoliata* . .	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.
v. *lutescens* . .	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.
Kn. brachytricha . .	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.
Summa	1	2	3	1	1	1	1	4	6	7	3	5	6	1	1

Alpengebiet zerstreut; zurzeit zeigt er den größten Formenreichtum in den Westalpen. Da aber einige der hier entwickelten Formen gleichzeitig in den Karpathen auftreten, liegt die Vermutung recht nahe, daß auch in den Ostalpen einzelne der von Briquet unterschiedenen Varietäten nachgewiesen werden können. Ebenso erscheint auch *Knautia lancifolia* in den Westalpen in mehreren Varietäten entwickelt und strahlt in einer derselben sogar nach den Vogesen aus. Auffallenderweise fehlt diese Art in den Ostalpen, und diese Tatsache ist um so beachtenswerter, als eine vikariierende Varietät von *lancifolia* den Ostkarpathen eigen ist.

Jedenfalls darf man nach dem gegenwärtigen Stande unserer Kenntnisse nicht auf eine Bevorzugung der Westalpen schließen. Die oben angedeuteten pflanzengeographischen Tatsachen lassen noch weitere Entdeckungen im Gebiete der Ostalpen mit größter Wahrscheinlichkeit erwarten. Damit im Einklange steht die Verbreitung der den *Silvaticae* angehörigen *Knautia intermedia* und *drymeia*, welche beide nur dem Osten des Alpengebietes angehören, letztere Art als eine ausgesprochene Bergpflanze der westpontischen Gebirge.

Auch die Gruppe der *Longifoliae* zeigt, daß die Hauptentwicklung dem Osten angehört, nicht nur in der Subsektion der *Leiopodae*, denn die *Trichocaules* sind ausschließlich auf den Osten beschränkt, wie folgende Übersicht zeigt:

Westalpen	Ostalpen	
	rigidiuscula . . . . . }	*Leiopodae*
Godeti . . . . . }	*Ressmanni* . . . . . }	
sixtina . . . . . }	*longifolia*	
	magnifica.	*Trichocaules*
	brachytricha	

2. Karpathen. In den Karpathen zeigt sich ein scharfer Gegensatz zwischen dem oberungarischen Berglande und den Randgebirgen Siebenbürgens. Bis in die letzten Ausläufer der Trachytgebirge dringen die dem Tieflande angehörigen Arten, *Knautia dumetorum* und *Knautia arvensis* var. *budensis* vor.

Durch den ganzen Karpathenzug geht *Knautia silvatica*, doch zeigt schon diese Spezies in den Rodnaer Alpen und den nächstgelegenen Hochgipfeln der Waldkarpathen in der Varietät *pocutica* Endemismus. Zwar besitzt das oberungarische Bergland *Knautia arvensis* var. *Kitaibelii* als endemische Form und die merkwürdige *Knautia turocensis* in der Fatra, deren Verwandtschaft zwischen den *Longifoliae* und *Silvaticae* schwankt; aber viel größer ist die Artenzahl im Osten. Von den Rodnaer Alpen bis zum Retyezát reichen in ununterbrochener Verbreitung *Knautia longifolia*

und *Knautia lancifolia* var. *transsilvanica*, und in den Bergen des Banats erscheint *Knautia drymeia*.

3. Balkan. In dem rumänischen Tieflande erreicht *Knautia arvensis* var. *polymorpha* ihre Äquatorialgrenze, um im Hügellande von der hier endemischen *Knautia ambigua* vertreten zu werden. Eine Parallelform zu der ungarischen *Knautia dumetorum* ist die endemische *Kn. macedonica*. Der Verwandtschaftskreis von *Kn. drymeia* besitzt eine eigene Varietät *nympharum* und eine endemische Spezies in *Knautia sarajevensis*; daran reiht sich *Knautia rigidiuscula* var. *travnicensis*. Besonders typenreich erscheint überhaupt die Gruppe der *Longifoliae*. Die typische Art erscheint in zwei eigentümlichen Varietäten, und neben der endemischen *Knautia albanica* zeigt *Knautia magnifica* eine große Variabilität.

Somit zeigt die Knautienflora der Balkanländer verwandtschaftliche Beziehungen zu recht verschiedenen Gebieten; die engsten zu den Ostalpen mit Einschluß der dinarischen Alpen und den Ostkarpathen; sehr deutlich aber erweist sich auch ein Zusammenhang mit dem ungarischen Hügellande, wie folgende Tabelle zeigt:

			Beziehungen
Arvenses		*ambigua*	ungarisches Hügelland
		macedonica	
Silvaticae		*drymeia* var. *nympharum*	ungarisches Hügelland
		sarajevensis	Ostalpen
Longifoliae	*Leiopodae*	*rigidiuscula* var. *travnicensis* .	Ostalpen
		longifolia var. *Wagneri* . . .	Ostalpen—Ostkarpathen
		longifolia var. *aurea*	Pontische Gebirge
	Trichocaules	*albanica*	Ostalpen, dinarische Alpen
		magnifica var. *perfoliata* . .	
		magnifica var. *lutescens* . . .	Pontische Gebirge

4. Westpontische Gebirge und Kaukasus. Aber noch eine weitere Tatsache geht aus der eben mitgeteilten Tabelle hervor. Es sind die nahen Anklänge der Balkanflora an die vorderasiatischen Gebirge. Gerade die Sektion der *Longifoliae* strahlt in ihrer Verbreitung bis Kleinasien aus, indem in den pontischen Gebirgen *Knautia flaviflora* als endemische Pflanze auftritt. Sie reicht nicht bis zum Kaukasus; vielmehr tritt hier *Knautia montana* auf, welche auch ein getrenntes Areal im Ural aufzuweisen hat. Die genannte Art ist ein Bindeglied von den *Silvaticae* zu den *Arvenses*.

5. Mittelmeergebiet. Die beiden Subgenera *Lychnoidea* und *Tricheranthes* sind auf das Mediterrangebiet ganz ausschließlich beschränkt. Doch zeigt nur *Knautia integrifolia* eine weite Verbreitung über sämtliche Küstenländer des Gebietes. Die drei anderen Arten bewohnen die Balkanhalbinsel und gehen nur mit *Knautia orientalis* an die Küste Kleinasiens.

Auch das Subgenus *Trichera* erscheint im Mittelmeergebiete, aber die hierhergehörigen Arten sind zu Gebirgspflanzen geworden, welche mittlere Höhenlagen bewohnen. Eine Ausnahme macht nur *Knautia macedonica*, die aus dem Hügellande der Balkanländer bis zu der Dobrudscha geht.

Ob *Knautia arvensis* in den Mittelmeerländern noch vorkommt, bleibt eine offene Frage. Die italienischen Floristen verwechseln sie mit *Knautia purpurea*. Ich selbst konnte in den umfangreichen Sammlungen keine typische *Knautia arvensis* auffinden, sondern alle Individuen, die als *Knautia arvensis* bestimmt waren, gehörten zu der über das ganze Mediterrangebiet verbreiteten *Knautia purpurea*.

Die genannte Art ist die einzige mediterrane Spezies von allgemeiner Verbreitung, denn alle übrigen sind in ihrem Vorkommen sehr isoliert. Auf der Sierra Nevada wächst *Knautia silvatica* var. *nevadensis*, in Algier *Knautia numidica*. Die drei von Pomel[1]) beschriebenen Arten (*Knautia mauritanica, lanceolata* und *centauroides*) dürften in die Verwandtschaft von *Knautia purpurea* gehören. Endlich bleibt noch *Knautia subscaposa* übrig, eine Gebirgspflanze, welche sämtlichen spanischen Gebirgen mit Einschluß der Pyrenäen und dem Atlas Nordafrikas gemeinsam ist.

3. Phylogenetische Beziehungen.

Zwar sind *Knautia*-Arten im fossilen Zustande bisher, abgesehen von einem später noch zu erwähnenden Einzelfalle, nicht nachgewiesen worden; aber die Verbreitung nahe verwandter Gebirgstypen in räumlich weit getrennten Gebieten läßt die Schlußfolgerung als unabweisbar erscheinen, daß die Existenz von *Knautia*-Arten präglazial ist; denn nur unter dem Einflusse der Eiszeit konnten die isolierten Areale der vikariierenden Sippen sich bilden. Man wird daher nicht irregehen, wenn man schon zur Tertiärzeit einen Urtypus annimmt, welcher der rezenten Gattung äußerst nahe stand oder mit ihr identisch war. Er mag hier als *Palaeoknautia* bezeichnet werden, und die Entwicklung würde demnach folgendem Schema (Fig. 1) entsprechen. Aus dem Typus von *Palaeoknautia* differenzierten sich frühzeitig drei Stämme heraus, welche *Protolychnoidea, Prototricheranthes* und *Prototrichera* genannt sein mögen. Es sind dies die Typen, aus denen später die drei Subgenera entstanden. In der Tat erweisen gewisse Zwischen-

---

1) Battandier, Fl. de l'Algérie (1888) p. 412.

formen den nahen Zusammenhang und damit die gemeinschaftliche Entstehung aus einer Wurzel für jene drei Stämme. Als Übergang von *Knautia integrifolia* zu dem Typus, der sich aus den *Protolychnoidea* entwickelte, muß *Knautia Degeni* gelten, während anderseits *Knautia byzantina* ein Glied jener Reihe ist, welche *Knautia integrifolia* mit den Arten in Beziehung setzt, welche aus *Prototrichera* entstanden sind. Demgemäß wird man aber auch in den bisher genannten 4 Arten alte Relikte erblicken müssen, und es ist ganz gewiß kein Zufall, daß deren Erhaltung gerade dort erfolgte, wo die ehemalige tertiäre Flora am deutlichsten ihre Spuren zurückgelassen hat, nämlich auf der Balkanhalbinsel. Ich erinnere beispielsweise nur an die Gattungen *Ramondia* und *Haberlea*, an *Picea Omorica*, *Forsythia europaea* usw.

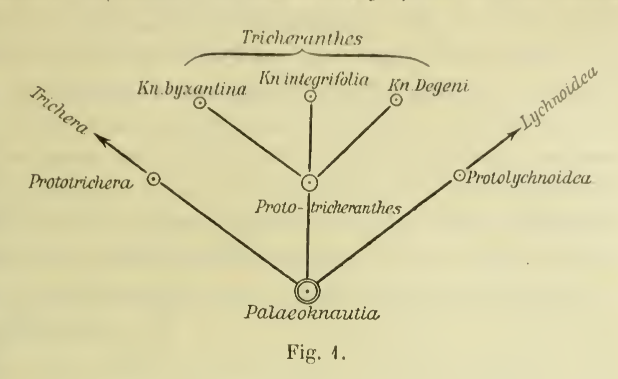


Fig. 1.

Die *Protolychnoidea* und ebenso die *Prototricheranthes* zeigen keine sehr weitgehende Gliederung in Arten oder Varietäten und blieben wohl seit jeher mediterrane Bestandteile der europäischen Flora. Ob sie in wärmeren Perioden erheblich weiter nordwärts reichten, ist eine müßige Frage, die wohl kaum jemals endgültig beantwortet werden kann. Jedenfalls aber muß die Tatsache besonders betont werden, daß die monotypische oder arme Entwicklung der *Prototricheranthes* und *Protolychnoidea* seit der Tertiärzeit in vollkommenem Einklange steht mit der großen Zahl monotypischer Gattungen oder Sektionen in der Mediterranflora.

Wesentlich anders und namentlich viel komplizierter verlief die weitere Entwicklung des Stammes *Prototrichera* (Fig. 2). Er spaltete sich zunächst in zwei Äste. Aus den Gliedern des einen entstanden die Arten mit größerem Wärmebedürfnis, angepaßt an eine längere Vegetationsperiode durch ihre Standorte in der Ebene oder im Hügellande; sie lieferten schließlich die Sektion der *Arvenses*. Der andere Ast bildet die gemeinschaftliche Basis für die *Longifoliae* und *Silvaticae*, die der Gebirgsflora angehören. Daß in der Tat die *Longifoliae* mit den

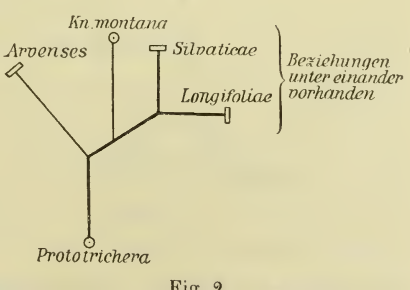


Fig. 2.

Silvaticae einen gemeinschaftlichen Ursprung haben, lehren die gleiche Innovation beider Sektionen und ebenso die zu den *Longifoliae* deutlich neigenden Alpenformen der *Silvatica*-Gruppe. Dagegen ist der ganze Aufbau der *Arvenses* ein völlig verschiedener, so daß deren Isolierung aus gemeinschaftlicher Wurzel schon früher erfolgt sein muß, wie das gegebene Schema zeigt; dabei ist hier zunächst *Knautia montana* außer Betracht geblieben.

Diese Überlegungen ergeben aber auch das Resultat, daß schon vor der Glazialzeit in Mitteleuropa bezüglich der Verbreitung der einzelnen Arten unserer Gattung in verschiedenen Höhenlagen ähnliche Verhältnisse herrschten wie in der Gegenwart, das heißt, es existierten in präglazialer Zeit Ebenenpflanzen und Gebirgssippen in der Gattung *Knautia*. Es ist wahrscheinlich, wenn auch nicht sicher, daß die letzteren aus den Spezies der tieferen Lagen sich herausdifferenziert haben, wie das Engler[1]) annimmt.

Ein tieferes Eindringen in den Zusammenhang der einzelnen Sippen innerhalb der Sektionen läßt auch den wesentlichen Entwicklungsgang wiedererkennen, den die *Arvenses*, *Silvaticae* und *Longifoliae* durchlaufen haben müssen.

Die Sektion der *Arvenses* (Fig. 3) umfaßt vier verschiedene Verwandtschaftskreise, welche schon frühzeitig in präglazialer Zeit von dem Hauptstamme sich loslösten und in ihrer Verbreitung isoliert wurden:

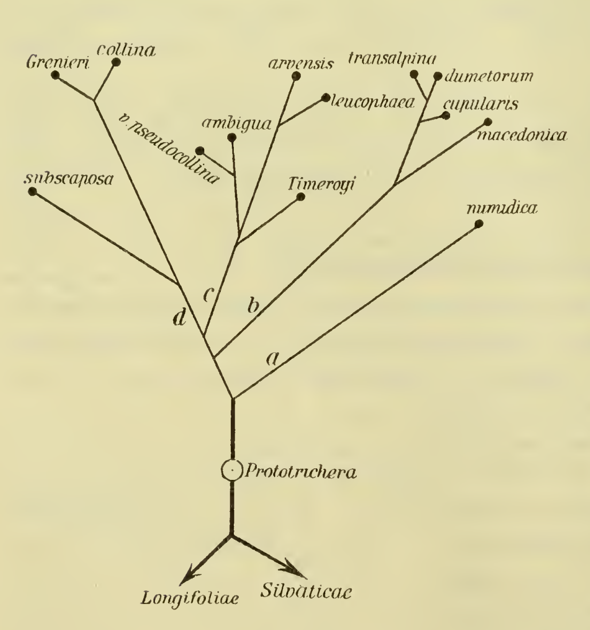


Fig. 3.

a) Auf Nordafrika (Algier) beschränkt wurde *Knautia numidica*, die durch die Größe ihrer Blätter Anklänge an die *Silvaticae* zeigt.

b) Ein zweiter Stamm kann pflanzengeographisch als pontische Gruppe bezeichnet werden und entwickelte in dem Hügellande Südosteuropas eine Anzahl relativ junger Sippen. Unter diesen verdient die für die Mezöség Siebenbürgens endemische *Knautia cupularis* eine besondere Beachtung. Man kann sie im Sinne von de Vries als durch Mutation entstanden auffassen.

1) Engler l. c. p. 86.

c) Die *Arvensis*-Gruppe im engeren Sinne löste sich in den wärmeren Gebieten Mitteleuropas in eine Anzahl junger Sippen auf. Da die größte Zahl dieser ohne Zweifel Pflanzen mit größerem Wärmebedürfnisse sind, wird man den Ausgangspunkt der Urform der *Arvensis*-Gruppe auch unter südlicheren Breiten suchen müssen und die bis in das subarktische Europa vordringende *Knautia arvensis* als eine Art auffassen können, die an ein kälteres Klima sich angepaßt hat. Das Auftreten dieser Art in Schweden ist ohne Zweifel auf eine Einwanderung in einer postglazialen Zeit zurückzuführen, und in der Tat hat HULTH[1]) aus den Kalktuffen von Djursängen bei Skölde *Knautia arvensis* fossil nachgewiesen. Aus der schwer lesbaren Arbeit von A. SCHULZ[2]), vermag man kaum zu erkennen, ob die Einwanderung der Art in einer warmen oder kalten Periode erfolgte, während HULTH diesen Zeitpunkt in die atlantische Periode verlegt.

d) Ein vierter Zweig des *Prototrichera*-Stammes erfuhr im Mediterrangebiete eine weitere Entwicklung.

Gleichwertig dem Zweige, der schließlich die *Arvenses* lieferte, ist ein zweiter Ast des *Prototrichera*-Stammes, welcher, wie schon früher betont (Fig. 2), sich frühzeitig in die Typen der *Silvaticae* und *Longifoliae* spaltete. Beide Gruppen haben eine verschiedene Entwicklung genommen, deren Wesen sich darin zum Ausdruck bringt, daß die *Silvaticae* Glieder der montanen Region, die *Longifoliae* dagegen Hochgebirgspflanzen sind. Diese Differenzierung muß schon in präglazialer Zeit vor sich gegangen sein, weil sonst die getrennten Areale der *Longifoliae* in den Alpen und Karpathen sich nicht erklären ließen.

Die *Silvaticae* (Fig. 4) gliedern sich in die zweijährigen *Albescentes*, die dreiachsigen *Purpurascentes* und die zweiachsigen *Coerulescentes*. Diese drei Subsektionen entsprechen drei besonderen Zweigen des Stammbaums, welche die ersten Verzweigungen desselben darstellen. Hierbei verdient besondere Beachtung *Knautia montana*, die typische Art der *Albescentes*.

Die genannte Art steht in ihren systematischen Merkmalen den *Silvaticae* nahe, zeigt aber auch deutliche Anklänge an die *Arvenses*. Hiernach ist es höchstwahrscheinlich, daß diese Art sich aus dem Stamme von *Prototrichera* früher abtrennte, als dessen Spaltung in die *Longifoliae* und *Silvaticae* erfolgte, wie das Schema auf Seite 429 zeigt. Wenn *Knautia montana* aber als Gruppe der Sektion *Silvaticae* aufgefaßt wird, so kann man in der Herausdifferenzierung der Art nur eine Konvergenzerscheinung erblicken; ein unmittelbarer Seitenzweig der *Silvaticae* in streng phylogenetischem Sinne sind die *Albescentes* nicht. Das steht mit der geogra-

---

1) HULTH, Über einige Kalktuffe aus Westergötland. Upsala (1899) p. 36.

2) SCHULZ, Die Entwicklungsgeschichte der gegenwärtigen Phanerogamenflora der skandinavischen Halbinsel. Abh. naturf. Ges. Halle XXII (1900) p. 351.

phischen Verbreitung von *Knautia montana* im engsten Zusammenhange, insofern als diese Art den Kaukasus und Ural bewohnt.

Die *Coerulescentes* kann man als Produkt der Alpen auffassen, die auch gegenwärtig noch über das Gesamtgebiet dieses Gebirgssystems verbreitet sind. Unter dem Einflusse der Vergletscherung der großen Eiszeit gelangten sie in die deutschen Mittelgebirge, die spanischen Gebirge und in die Karpathen. Jedenfalls ist *Knautia silvatica* var. *nevadensis* ein jüngerer Bürger der spanischen Flora als die Arten der *Arvenses*; denn diese müssen vor derjenigen Periode bereits im Mittelmehrgebiet existiert haben, in welcher die Isolierung der großen mediterranen Inseln geschah, und die Trennung Afrikas von dem europäischen Kontinente erfolgte.

In die Karpathen führten zwei Zugangswege; eine Wanderstraße aus den Ostalpen in die Westkarpathen und eine zweite aus den Südostalpen durch Vermittlung der südungarischen Gebirge, wie dies für die Vegetation der Karpathen von Pax[1]) bereits nachgewiesen wurde. Dieselbe Tatsache kommt auch deutlich bezüglich der *Knautia longifolia* zum Ausdruck.

Die *Purpurascentes* sind in der Gegenwart auf die Alpen und die westpontischen Gebirge beschränkt; sie sind ein Seitenzweig des *silvatica*-Typus, welcher ein jüngeres Produkt des genannten Gebietes darstellt.

Demnach nimmt ein Stammbaum der *Silvaticae* folgende Form an:

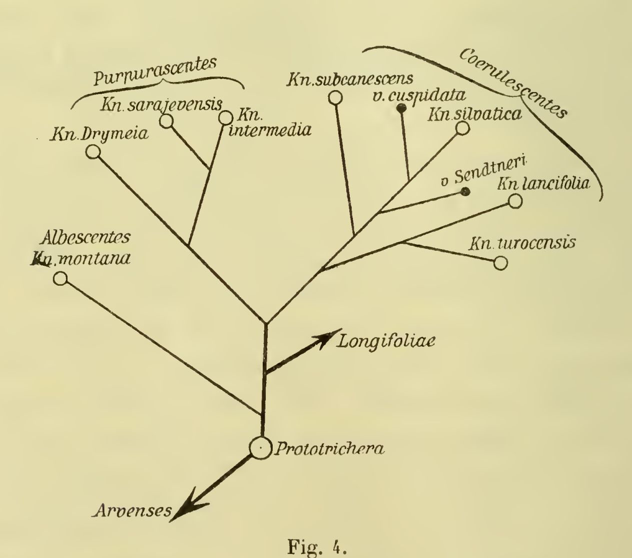


Fig. 4.

Auf den Zusammenhang der *Longifoliae* mit den *Silvaticae* wurde bereits wiederholt hingewiesen, und in der Tat lassen gewisse Zwischenformen eine Reihe zwischen den beiden Sektionen konstruieren, welche von

1) Grundzüge der Pflanzenverbreitung in den Karpathen (1898) p. 248.

Knautia silvatica zu *Knautia longifolia* hinüberführt. Eine solche würde etwa folgendermaßen lauten:

Knautia silvatica — lancifolia — turocensis — Ressmanni — rigidiuscula — Godetii — sixtina — longifolia.

Der Zweig der *Longifoliae* erfuhr zunächst eine Spaltung, welche die Urtypen für die *Leiopodae* und *Trichocaules* abgab (Fig. 5). Aus den *Leiopodae* entwickelten sich als vikariierende Arten *Knautia longifolia* in den Ostalpen, von wo sie später in die Ostkarpathen einwanderte, in den Westalpen *Knautia sixtina* und im Jura *Knautia Godeti.* Wenig früher löste sich ein Seitenzweig ab, aus welchem die etwas fernerstehenden *Knautia rigidiuscula* und *Knautia Ressmanni* entstanden. Diese beiden Spezies sind auch auf die Ostalpen beschränkt.

Wo der Urstamm für die *Longifoliae* ursprünglich zu Hause war, ist schwer zu entscheiden; doch spricht das Überwiegen der Artenzahl für die Ostalpen, umsomehr, als auch die *Trichocaules* nur hier sowie in den westpontischen Gebirgen ihre Hauptentwicklung erfuhren. Von hier gelangte *Knautia flaviflora* nach den pontischen Gebirgen Kleinasiens. Die näheren verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen den einzelnen Arten ergeben sich unmittelbar aus folgendem Schema:

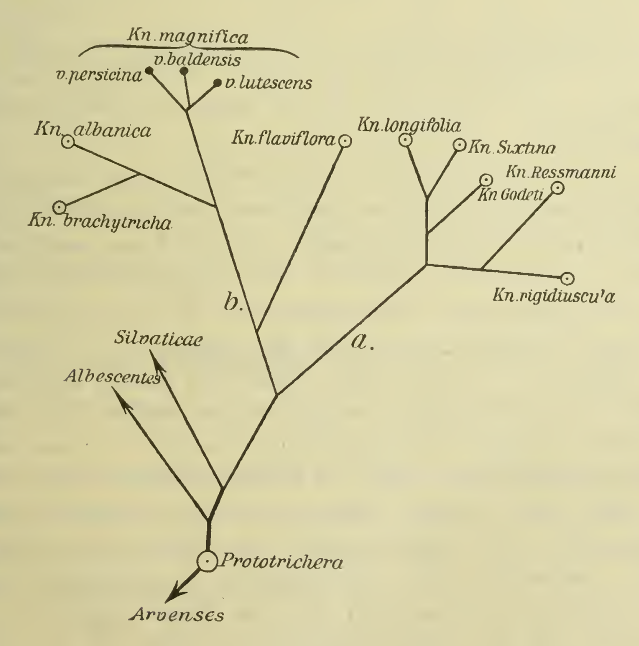


Fig. 5.

Aus den vorangehenden Auseinandersetzungen geht zur Evidenz hervor, daß die Südostalpen und die damit im orographischen Zusammen-

hange stehenden Gebirge der nördlichen Balkanhalbinsel die reichste Knautienflora aufzuweisen haben, wie folgende Tabelle zeigt, in welcher nur die Gebirgspflanzen berücksichtigt sind.

	Westpont. Gebirge, Balkan	Alpen	
		Ost	West
Purpurascentes	2	2	fehlen
Coerulescentes	fehlen	2	3
Leiopodae	2	2	2
Trichocaules	2	2	fehlen

Diese Tatsache steht im Einklange mit der Verbreitung anderer Gattungen innerhalb der Alpen, wie z. B. der Sektion *Auricula* der Gattung *Primula*. Auch hier zeigt sich der überwiegende Reichtum an Arten im Osten[1]). Pax hat sich bezüglich dieser Erscheinung an die von De Candolle gegebene Erklärung angeschlossen, daß innerhalb der Alpen der größte Artenreichtum dort zu finden ist, wo die diluviale Vergletscherung am schwächsten auf die Vegetation eingewirkt hat. Das gilt bekanntlich für die Südostalpen. Ist diese Tatsache richtig, dann erklärt sich der Artenreichtum des Ostens gegenüber dem Westen aus einer vorteilhafteren Erhaltung alter Typen. Das wird in der Tat glänzend bestätigt aus der zuletzt mitgeteilten Tabelle. In den Ostalpen finden sich sämtliche Sektionen; zwei derselben fehlen im Westen. Unabhängig davon ist die jüngere Bildung neuer Arten, die für die *Coerulescentes* in der Tat auch stattgefunden hat.

Aus der Darstellung der Entwicklungsgeschichte der Gattung *Knautia* ergibt sich, daß unter dem Einflusse der Eiszeit weitgehende Verschiebungen der einzelnen Areale stattgefunden haben. Es bleibt nur noch ein Einwand zu entkräften. Man könnte annehmen, daß die gegenwärtige Verbreitung der Arten das Resultat von Wanderungen ist, die im wesentlichen in der Gegenwart sich vollzogen haben, daß also etwa z. B. die Standorte von *Knautia longifolia* in den Karpathen durch eine rezente Besiedlung unter Vermittlung von Luftströmungen erklärt werden müßten. Der Kelch von *Knautia* stellt allerdings ein pappusähnliches Gebilde dar, aber nur innerhalb des Subgenus *Trichera*; schon bei *Tricheranthes* kann man ihn äußerlich nicht mehr einen Pappus nennen und ebenso wenig bei dem Subgenus *Lychnoidea*. Aber selbst der Kelch von *Trichera* ist biologisch dem Pappus der *Compositae* nicht gleichzusetzen; er funktioniert kaum als wirksamer Flugapparat, denn dazu sind die Früchte einmal zu schwer, und ferner löst sich der ganze Kelch bei der Reife von der Frucht los. Wanderungen, wie sie durch Vermittlung von Wind bei manchen *Compo-*

1) Pax, Monographische Übersicht über die Arten *Primula*. Englers Bot. Jahrb. X. (1889) p. 144, 157. — Pax, Pflanzenreich, Heft 22, Karte II (1905).

sitae tatsächlich vorkommen, können also bei den Knautien keine Rolle spielen. Jedenfalls erscheint es unmöglich, die gegenwärtigen Verbreitungsverhältnisse durch rezente Wanderungen zu erklären.

VI. Systematische Übersicht der Arten.

Da die Familie der Dipsacaceen von mir für das »Pflanzenreich« bearbeitet werden wird, kann hier von einer Wiedergabe der Diagnosen und Synonyme abgesehen werden; es wird zunächst genügen, die von mir anerkannten Sippen in ihrer natürlichen Gruppierung aufzuzählen mit kurzer Angabe ihrer Verbreitung.

Als Grundlage für die Bearbeitung dienten mir folgende Sammlungen: Herb. des Königl. bot. Museums in Berlin, Herb. des Königl. bot. Gartens in Breslau, Herb. der Königl. ung. Univ. Budapest, Herb. des ung. Nat.-Museums in Budapest, Herb. des Dr. A. v. Degen in Budapest, Herbier Delessert in Genf, Herb. der Königl. Univ. in Kolosvár, Herb. des Prof. Dr. Pax in Breslau, Herb. des Prof. Dr. A. Richter in Kolosvár, Herb. des Prof. Dr. Simonkai in Budapest, Herb. des K. K. nathist. Hofmuseums in Wien.

I. Subgen. **Lychnoidea** Rouy, Fl. France VIII (1903) 105.

1. **Kn. orientalis** L. Spec. pl. ed. 1 (1753) I. 101.
   var. α grandis Velenovsky, Fl. bulg. Supl. I (1898) 198.
   var. β integra Velenovsky, l. c. (1898) 198.

Areal: Mittlere Mediterranprovinz, von Thracien durch Bulgarien bis Griechenland und die Westküste Kleinasiens. — Die Varietäten sind nicht pflanzengeographisch umgrenzt.

II. Subgen. **Tricheranthes** (Schur) Szabó cfr. p. 413.

2. **Kn. Degeni** Borb. ex Formánek in Verh. natf. Ver. Brünn XXXIII (1895) 29.

Areal: Mittlere Mediterranprovinz: Rumelien, Thessalien, Macedonien.

3. **Kn. integrifolia** (L.) Bertoloni, Fl. italica II (1835) 32.
   var. α genuina K. Koch in Linnaea XIX (1847) 33.
   var. β lamprophyllos Borb. Rev. Knaut. (1904) 86.
   var. γ mimica (Borb.) Szabó.
   var. δ amplexicaulis (L.) Borb. Rev. Knaut. (1904) 84.

Areal: Mediterrangebiet, von der südwestl. Mediterranprovinz bis an die Westküste Kleinasiens und Syrien, auch in Nordafrika. Die Varietäten sind nicht pflanzengeographisch umgrenzt.

4. Kn. **byzantina** Fritsch in Verh. zool.-bot. Gesellsch. Wien (1896) 429.
var. α Fritschiana Szabó nov. var.
var. β heterophylla Szabó nov. var.
var. γ hellenica Szabó nov. var.
Areal: Mittlere Mediterranprovinz: Küstengebiete des Marmarameeres, um Konstantinopel und in Bithynien.

III. Subgen. **Trichera** (Schrad.) Rouy, Fl. France VIII (1903) 105.

1. Sect. **Arvenses** Krašan in Mitth. naturw. Ver. Steiermark (1899) 101.

a) Subsect. Biennes Szabó (cfr. p. 413).

5. Kn. **Timeroyi** Jord. Cat. jard. bot. Dijon (1848) 25.
var. α typica Rouy, Fl. France VIII (1903) 110.
var. β integrifolia Car. et. St. Lag. Et. fl. 406.
Areal: Mitteleuropäisches Gebiet, Provinz der Alpenländer, Zone der Südwestalpen und des franz. Jura.

b) Subsect. Perennes Szabó (cfr. p. 413).

6. Kn. **arvensis** (L.) Coult. Mém. Dips. (1824) 41.
var. α polymorpha (Schmidt) Szabó.
f. 1. pratensis (Schmidt) Szabó.
f. 2. tomentosa Wimm. et Grab. Fl. Siles. I (1827) 113.
f. 3. trivialis (Schmidt) Szabó.
f. 4. agrestis Schmidt, Fl. boemica Cent. III (1794) 77.
f. 5. hispida Mutel, Fl. française II (1835) 100.
f. 6. collina (Schmidt) Szabó.
f. 7. decipiens Krašan in Mitth. naturw. Verein. Steiermark 1898 (1899) 104.
f. 8. fallax Briquet in Ann. Cons. Jard. Genève VI (1902) 85.
var. β glandulosa Froel. in physik-ökon. Gesellsch. Königsb. XXXII (1801) 84.
f. 1. integrata Briq. l. c. 80.
f. 2. diversifolia (Baumg.) Szabó.
f. 3. nana Szabó f. nov.
f. 4. subacaulis (Schur) Borb.
Areal der var. α und β: Subarktisches Gebiet Europas, mitteleuropäisches Gebiet. Die Formen sind nicht pflanzengeographisch umgrenzt.
var. γ budensis (Simonkai) Szabó.
f. 1. jasionea Borb. in Baenitz, Herb. europ. (1894) 7770 et Rev. Knaut. (1904) 71.
f. 2. tenuisecta Borb. in sched. Herb. Degen.
f. 3. asecta Borb. A Balaton Flórája (1900) 344.

f. 4. rhizophylla Borb. Rev. Knaut. (1904) 68.

Areal: Mitteleuropäisches Gebiet, pontische Provinz, danubische Zone.

var. δ Kitaibelii (Schultes) Szabó.

f. 1. carpatica (Fischer) Borb. Rev. Knaut. (1904) 61.

f. 2. pubescens (Waldst. et Kit.) Sagorski et Schneider, Fl. Zentralkarp. II (1891) 210.

f. 3. lanceolata (Holuby) Szabó.

f. 4. Kossuthii (Pantocsek) Borb. Rev. Knaut. (1904) 62.

f. 5. scapiformis Borb. Rev. Knaut. (1904) 62.

Areal: Mitteleurop. Gebiet, Provinz der Karpathen. Bergland von Oberungarn, ostwärts bis an die Kassa-Eperjeser Bruchlinie, nach Westen ausstrahlend nach Mähren, Böhmen und Schlesien.

7. **Kn. ambigua** (Frivaldsky) Boiss. et Orph. in Boiss Diagn. I, 2 n. 6 (1859) 95.

var. α rumelica (Velenovsky) Borb. Rev. Knaut. (1904) 58.

f. 1. typica Szabó f. nov.

f. 2. subcrinita Borb. in sched. Herb. Vindob.

var. β pulverulenta Borb. Rev. Knaut. (1904) 59.

var. γ pectinata Szabó var. nov.

var. δ pseudocollina Szabó var. nov.

var. ? midzorensis Formánek in D.B.M. 1898. 19.

var. ? gigantea Velenovsky in Sitzungsber. K. böhm. Ges. 1902.

var. ? breviaristata Formánek in Verh. Brünn XXXVIII (1898) 49.

Areal: Mitteleuropäisches Gebiet, Provinz der westpontischen Gebirgsländer und des Balkans: Macedonien, Rumelien bis Serbien. Die Varietäten sind nicht pflanzengeographisch umgrenzt.

8. **Kn. numidica** (Deb. et Reverch.) Szabó.

Areal: Mediterrangebiet, südliche Mediterranprovinz, Algier.

9. **Kn. leucophaea** Briquet in Ann. Cons. Jard. Genève VI (1902) 75.

Areal: Mitteleuropäisches Gebiet, Provinz der Alpenländer, Jura, Dauphiné.

10. **Kn. purpurea** (Villars) Borb. Rev. Knaut. (1904) 51.

Subsp. I. collina (Requien) Szabó.

var. α meridionalis Briquet l. c. (1902) 29.

Areal: Mediterrangebiet, östl. Iberien, ligurisch-tyrrhenische Provinz, adriatische Zone.

var. β foliosa Freyn in Verh. Z. B. Gesellsch. (1877) 353.

Areal: wie var. α.

var. γ illyrica (Beck) Szabó.

f. 1. typica Beck in Ann. nath. Hofm. Wien IX (1894) 351.

f. 2. montenegrina Beck l. c.

Areal: Mitteleuropäisches Gebiet; Provinz der Alpenländer, Karst und karniolisch-illyrisches Übergangsgebiet.

var. δ mollis (Jordan) Szabó.

Areal: wie var α.

var. ε calabrica Szabó nov. var.

Areal: Unteritalien, Kalabrien.

Subsp. II. Grenieri Briquet in Ann. Cons. Jard. bot. Genève VI (1901) 89.

var. ζ Briquetiana Szabó var. nov.

var. η oligeneda Briqu. l. c. 90.

Areal: Alpenländer, Savoier Alpen, Dauphiné, östliches Iberien.

11. **Kn. subscaposa** Boissier et Reuter, Pugill. plant. nov. Afric. borealis Hispaniaeque austr. Genève (1852) 53.

var. α typica Szabó var. nov.

var. β robusta Szabó var. nov.

var. γ subintegerrima Rouy, Exc. bot. Esp. (1882) 9.

var. ? rupicola Willkomm., Suppl. Prodr. Hisp. (1893) 72.

Areal: Mediterrangebiet, iberische und südwestliche Mediterranprovinz. Die Varietäten sind pflanzengeographisch nicht umgrenzt.

12. **Kn. macedonica** Grisebach, Spic. Fl. rum. et bithyn. II (1844) 178.

var. α indivisa Vis. et Panc. Plant. Serb. III (1870) 12.

var. β lyrophylla Panc. in Verh. zool. bot. Ver. Wien (1856) VI 547.

Areal: Mittlere Mediterranprovinz, von Serbien durch Rumänien bis Albanien, Macedonien. Die Var. sind nicht pflanzengeographisch umgrenzt.

13. **Kn. dumetorum** Heuffel in Flora XXXXIX (1856) 51.

var. α heterotoma Borb. Rev. Knaut. (1904) 77.

f. 1. glandipes Borb. l. c. 77.

f. 2. butyrochroa Borb. l. c. 77.

var. β rosea (Baumg.) Borb. l. c. 78.

var. γ bosniaca (Conrath) Szabó.

var. δ pseudosilvatica (Borb.) Szabó.

var. ε transalpina (Christ) Szabó.

Areal: Pontische Provinz, mittleres Mediterrangebiet. Die Var. sind nicht pflanzengeographisch umgrenzt.

14. **Kn. cupularis** Janka ex Simonkai, Enum. Fl. Trans. (1886) 294.

Areal: Mitteleuropäisches Gebiet; pontische Provinz.

2. Sect. **Silvaticae** Krašan l. c. 94.

a) Subsect. Albescentes Szabó cfr p. 413.

15. **Kn. montana** (M. Bieberstein) DC. Prodr. IV (1830) 651.

var. α eglandulosa Szabó nov. var.

var. β heterotricha Boissier, Fl. orient. III (1875) 128.

Areal: Mitteleuropäisches Gebiet: Provinz des Kaukasus; subarktisches Gebiet: Provinz subarktisches Europa, Zone des Urals.

b) Subsect. Purpurascentes Krašan l. c. 95.

16. **Kn. drymeia** Heuffel in Flora (1856) 49.

var. α Heuffeliana Szabó var. nov.

Areal: Mitteleuropäisches Gebiet, Provinz der Alpenländer und der Karpathen. Mediterrangebiet: pontische Provinz.

var. β nympharum (Boiss. et Heldr.) Borb. Rev. Knaut. (1904) 16.

Areal: Mitteleuropäisches Gebiet: Provinz des Balkans.

var. γ tergestina (Beck) Szabó.

Areal: Mediterrangebiet, adriatische Zone.

var. δ carniolica (Beck) Szabó.

Areal: Mitteleuropäisches Gebiet, Alpenländer: karnisch-venetianische Alpen.

var. ε lanceolata (Krašan) Szabó.

Areal: Mitteleuropäisches Gebiet, Alpenländer: östliches Alpenvorland.

17. **Kn. intermedia** Pernhoffer et Wettstein in Kerner, Schedae ad Fl. exs. austro-hung. VI (1883) 101.

var. α Pernhofferiana Szabó var. nov.

vav. β persetosa (Borb.) Szabó.

Areal: Mitteleuropäisches Gebiet, Provinz der Alpenländer: karniol-illyr. Übergangsgebiet Die Varietäten sind nicht pflanzengeographisch umgrenzt.

18. **Kn. sarajevensis** (Beck) Szabó.

Areal: Mitteleuropäisches Gebiet, Provinz der westpontischen Gebirgsländer: serbisch-bulgarische Gebirge.

c) Subsect. Coerulescentes Krašan l. c. 98.

19. **Kn. subcanescens** Jordan, Cat. Jard. Grenoble (1853) 12.

var. α delphinensis Briquet in Ann. Cons. et Jard. bot. Genève VI (1902) 100.

var. β sabauda Briquet l. c. 100.

var. γ arvernensis Briquet l. c. 101.

Areal: Mitteleuropäisches Gebiet, Provinz der Alpenländer. Die Varietäten sind pflanzengeographisch nicht umgrenzt.

18. **Kn. silvatica** Duby, Botan. gallic. I (1828) 256.

var. α dipsacifolia (Host) Godet, Fl. Jura 330.

f. 1. typica Beck, Fl. Niederösterreich (1893) 1147.

f. 2. subacaulis Rouy, Fl. France VIII (1903) 110.

var. β praesignis Beck, Fl. Niederösterreich (1893) 1147.

f. 1. stenophylla Borb. Rev. Knaut. (1904) 25.

f. 2. platyphylla Briquet, Nouv. notes flor. Alp. Léman. 63 in Ann. Cons. et Jard. Bot. Genève III (1899).

f. 3. serrigera Briquet, Ann. Cons. et Jard. bot. Genève VI (1902) 106.

var. γ cuspidata (Jordan) Briquet l. c. 105.

var. δ semicalva Borb. in Baenitz, Herb. europ. 1895 (1894) 7775.

var. ε Sendtneri (Brügger) Wohlf. in Koch, Synopsis 1129.

var. ζ pocutica Szabó var. nov.

var. η nevadensis M. Winkler Mscr.

Areal: Gebirge Mitteleuropas und Sierra Nevada; von den Pyrenäen durch die Alpen, europäischen Mittelgebirge bis zu den Karpathen Siebenbürgens. Die Varietäten α, β und δ sind nicht pflanzengeographisch beschränkt, var. Sendtneri ist auf die Alpen isoliert, var. pocutica ist endemisch in den Rodnaer Alpen, var. nevadensis in der Sierra Nevada Südspaniens, var. cuspidata in den graischen Alpen.

21. **Kn. lancifolia** Heuffel in Flora, Intelligenzblatt I (1835) 2, 28—32.

var. α transsilvanica (Schur) Szabó.

var. β dolichophylla (Briquet) Szabó.

var. γ crinita (Briquet) Szabó.

var. δ succisoides (Briquet) Szabó.

var. ε Gaudini (Briquet) Szabó.

var. ζ vogesiaca (Rouy) Szabó.

Areal: Mitteleuropäische Gebirge. Var. transsilvanica in den Südostkarpathen, var. β—ε in den Westalpen, var. vogesiaca in den Vogesen.

22. **Kn. turocensis** (Borb.) Szabó.

var. α dipsaciformis (Borb.) Szabó.

var. β pterotoma (Borb.) Szabó.

Areal: Nordkarpathen, auf dem Berge Tlsta Blatnitza.

3. Sect. **Longifoliae** Borb. Rev. Knaut. (1904) 36.

a) Subsect. Leiopodae Briquet, Ann. Cons. et Jard. bot. de Genève VI (1902) 118.

23. **Kn. rigidiuscula** (Hladn. et Reichenb.) Borb. Rev. Knaut (1904) 46.

Subsp. I. Fleischmanni (Hladn. et Reichenb.) Szabó.

var. α integrifolia Hladn. et Reichenb. Icon. Fl. germ. XII (1841) 18.

var. β heterophylla Hladn. et Reichenb. Novit. Fl. Germ. in Fl. germ. exsicc. (1841) n. 2024.

var. γ glandulifera Koch, Synops. ed. II (1843) 377.

var. δ travnicensis Beck, Ann. nat. Hofm. Wien. IX (1894) 354.

Areal: Die ersten 3 Varietäten (α—γ) sind in den östlichen Alpen, in Kärnten, Steiermark zu Hause; die Var. ε in Bosnien.

Subsp. II dalmatica (Beck) Borb. Rev. Knaut. (1904) 48.

var. α Petteri Beck in Ann. nat. Hof. Wien IX (1894) 352.

var. β Clementi Beck l. c. 352.

Areal: Dalmatien, dinarische Alpen.

24. **Kn. Ressmanni** (Pacher et Jaborn) Briquet in Ann. Cons. et Jard. bot. Genève VI (1902) 130.

var. α veneta (Beck) Szabó.

var. β robusta Szabó var. nov.

Areal: Venetianische Alpen, karnische Übergangsgebirge.

25. **Kn. longifolia** (Waldst. et Kit.) Koch, Syn. (1837) 343.

var. α Kochii Brügger, Mitt. über neue und krit. Formen in Jahrb. naturf. Gesellsch. Graub. XXIX (1880) 97.

f. 1. genuina Szabó f. nov.

f. 2. nudicaulis Borb. Rev. Knaut. (1904) 40.

var. β aurea Szabó var. nov.

var. γ Wagneri (Briquet) Szabó.

Areal: Mitteleuropäisches Gebiet, Provinz der Alpenländer: Ostalpen in Tirol; Provinz der Karpathen: Ostkarpathen; Provinz des Balkans. Die Varietäten aurea und Wagneri sind auf die Provinz des Balkans beschränkt.

26. **Kn. Godeti** Reut. in Cat. gr. Jard. bot. Genève (1857) 4.

Areal: Prov. der europ. Mittelgebirge: Jura.

27. **Kn. sixtina** Briquet in Ann. Cons. et Jard. bot. Genève VI (1902) 118.

var. α genuina Briquet l. c. 120.

var. β amplifrons Briquet l. c. 121.

var. γ lemaniana Briquet l. c. 121.

Areal: Mitteleuropäisches Gebiet, Provinz der Alpenländer: Savoier Alpen.

28. **Kn. flaviflora** Borb. Magy. orv. Munkál. XXVII (1894) 276.

var. α Kochiana Szabó nov. var.

var. β heterotricha Koch in Linnaea VII (1851) 444.

var. γ nitens Freyn et Sintenis in sched. exsicc. Iter orient. 1567 (1889).

var. δ paphlagonica Szabó nov. var.

Areal: Mittlere Mediterranprovinz, euxinische Zone. Die Varietäten α—γ in den pontischen Gebirgen, Var. δ in Paphlagonien.

29. **Kn. albanica** Briquet in Ann. Cons. et Jard. bot. Genève VI (1902) 125.

var. α Briquetiana Szabó var. nov.

var. β velutina (Briquet) Szabó.

Areal: Mitteleuropäisches Gebiet, Provinz des Balkans. Von den albanischen Gebirgen durch Montenegro bis in die venetianischen Alpen.

30. **Kn. magnifica** Boiss. Fl. orient. III (1875) 129.

var. α baldensis Kerner in Sched. ad Fl. exs. austro-hungar. VI (1893) 102.

var. β persicina (Kerner) Szabó.

var. γ dinarica (Murbeck) Borb. Rev. Knaut. (1904) 43.

var. δ perfoliata (Velenovsky) Szabó.

var. ε lutescens Pančič, Hort. bot. Belgrad 1887 (1888) 14.

Areal: Die Varietät baldensis von dem balkanischen Gebirge bis zu den südtiroler Dolomiten, var. persicina scheint nur in den venetianischen Alpen vorzukommen; var. dinarica in den dinarischen Alpen, perfoliata in Bulgarien, lutescens in Serbien.

31. **Kn. brachytricha** Briquet in Ann. Cons. et Jard. botan. de Genève VI (1904) 125.

Areal: Mitteleuropäisches Gebiet, Provinz der Alpenländer, karnisch-venetianische Alpen.

Stirpes hybridae.

1. **Kn. arvensis × silvatica.** — Kn. sambucifolia (Schleicher) Briquet in Ann. Cons. et Jard. bot. VI (1902) 131.

var. α permixta Briq. l. c. 132.

Areal: Savoier Alpen.

var. β Schleicheri Briq. l. c. 133.

2. **Kn. longifolia × silvatica.** — Kn. asperifolia Borb. Rev. Knaut. (1904) 42.

Areal: Kärnten, Pasterze.

3. **Kn. longifolia** var. **Kochii × Kn. silvatica** var. **pocutica.** — Kn. craciunelensis Porc. in Magy. Növt. Lap. IX (1885) 128.

Areal: Rodnaer Alpen.

4. **Kn. arvensis × Kn. Godeti.** — Kn. Kohleri Briquet l. c. 134.

Areal: Schweizer Jura.

Species mihi ignotae.

Kn. puberula Jordan, Cat. gr. Jard. Grenoble (1853) 12.

Kn. mauritanica Pomel in Battandier, Fl. de l'Algérie (1888) 412.

Kn. lanceolata Pomel in Battandier l. c. 412.

Kn. centauroides Pomel in Battandier l. c 412.
